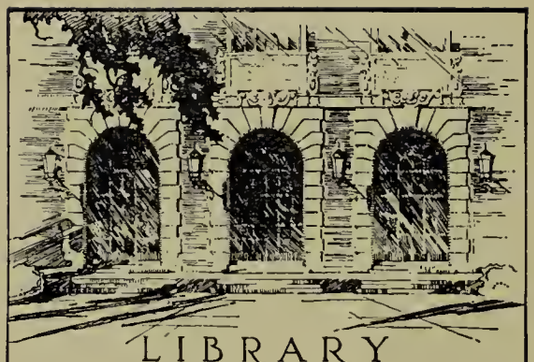


LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF ILLINOIS

580.5
F
v. 81

MAR 21 1952

BIOLOGY
NATURAL
HISTORY
BIOLOGY

ACES LIBRARY

ACES LIBRARY

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

81. BAND.

ERGÄNZUNGSBAND ZUM JAHRGANG 1895.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit VII Tafeln und 125 Textfiguren.

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1895.

580.5
F
1.81 Bot. Zeit.

Inhaltsverzeichniss.

I. Abhandlungen.

	Seite
DIETEL, P., Ueber Rostpilze mit wiederholter Aecidienbildung . .	394—404
GIESENHAGEN, Dr. K., Die Entwickelungsreihen der parasitischen Exoasceen	267—361
GOEBEL, K., Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser . . .	17—29
— Zur Geschichte unserer Kenntniss der Correlationserscheinungen. II. .	195—215
JACK, Jos. B., Beiträge zur Kenntniss der Pellia-Arten . . .	1—16
KRAUS, Gregor, Wasserhaltige Kelche bei Parmentiera cereifera Seem.	435—438
MÜLLER, Fritz, Zum Diagramm der Zingiberaceenblüthe . .	439
NOLL, F., Ueber die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen	36—87
RACIBORSKI, M., Die Desmidieenflora des Tapacoomasees . .	30—35
— Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen	151—194
SACHS, Julius, Physiologische Notizen. IX. Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen	405—434
SCHOSTAKOWITSCH, W., Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Russthaupilzen	362—393
STIZENBERGER, Ernst, Die Grübchenflechten (Stictei) und ihre geographische Verbreitung	88—150
ZACHARIAS, E., Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen	217—266

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

Tafel I zu Jack, Pellia-Arten.
Tafel II zu Goebel, Morphologie der Gräser.
Tafel III u. IV zu Raciborski, Desmidieenflora des Tapacoomasees.
Tafel V, VI, VII zu Zacharias, Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen.

B. Textfiguren.

71 Fig. zu Giesenhagen, Die Entwickelungsreihen der parasitischen Exoasceen.
11 Fig. zu Goebel, Morphologie der Gräser.
2 Fig. zu Müller, Zum Diagramm der Zingiberaceenblüthe.
3 Fig. zu Noll, Ueber die Mechanik der Krümmungsbewegungen.
30 Fig. zu Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen.
8 Fig. zu Schostakowitsch, Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Russthaupilzen.

H278

III. Litteratur.

LOEW, Dr. E., Einführung in die Blüthenbiologie auf historischer Grundlage S. 216.
LUDWIG, Prof. Dr. Friedrich, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen S. 216.
MOELLER, A., Protobasidiomyceten. Untersuchungen aus Brasilien S. 439.

Heft I (S. 1—216) erschien am 16. August, Heft II (S. 217—440) am 31. Oktober.

Beiträge zur Kenntniss der Pellia-Arten.

Von

Jos. B. Jack.

Hierzu Tafel I.

Pellia ist eine unserer häufigsten thallosen Jungermannien. Der Gattungsname Pellia wurde von Raddi im Jahre 1817 für die Linné'sche Jungermannia epiphylla, die einzige damals bekannte Art, aufgestellt und Pellia damit von dem Genus Jungermannia abgetrennt. Der Name Pellia epiphylla umfasste aber damals noch beide jetzt bekannten Arten: Pellia epiphylla und P. calycina. Erst als Taylor die Jungermannia (Pellia) calycina von Jung. (Pellia) epiphylla abgetrennt hatte, lernte die erstere auch Nees von Esenbeck kennen und führte sie in seiner „Naturgeschichte der Europ. Lebermoose" Bd. III p. 386[1]) dort als eigne, wenngleich noch fragliche Art auf. Die Beschreibung seiner Pellia epiphylla lässt erkennen, dass er hiebei theilweise auch die P. calycina vor Augen hatte.

Die Form des Laubes der Pellia-Arten lässt eine absolut sichere Unterscheidung beider Arten nicht zu; deren Charakteristiken weichen bei den verschiedenen Schriftstellern derart von einander ab, dass eine richtige Deutung sehr schwer wird. Die Form der Fruchthülle und die relative Länge der Haube musste nun den neueren Schriftstellern als Hauptunterscheidungsmerkmal beider Arten dienen, wobei übrigens manche Angaben so unbestimmte und vage sind, dass sie sich oft theilweise auf Pellia epiphylla, theilweise aber auch auf P. calycina beziehen lassen. Auch die Bilder, welche neueren Schriften beigegeben wurden, sind meist ganz unrichtig und lassen häufig kaum erkennen, ob sie der einen oder andern unserer Arten entnommen wurden.

Dr. Gottsche hat nun im Jahre 1867 gelegentlich der Besprechung einer dänischen Schrift über Lebermoose sich der Prüfung der verschiedenen Angaben der Schriftsteller über Pellia unterzogen und uns sein Urtheil mit gewohnter Gründlichkeit in einer höchst ausführlichen Abhandlung in „Hedwigia" 1867 No. 4 p. 49—59 und No. 5 p. 65—75

1) Naturgeschichte der Europäischen Lebermoose mit besonderer Beziehung auf Schlesien und die Oertlichkeiten des Riesengebirgs von Dr. Chr. G. Nees von Esenbeck Bd. I—IV, Breslau 1833—1838.

gegeben.[1]) Bei Untersuchung der beiden Pellia-Arten nahm Gottsche die Form der Blüthen- resp. Fruchthülle des Laubes, sowie das Verhältniss der Länge der Haube als Ausgangspunkt und sagt darüber bezüglich Pellia epiphylla, dass sie zur Blüthezeit nur eine flache, an beiden Seiten mit dem unterliegenden Laube verwachsene Involucralschuppe, gleichsam eine Tasche bilde, aus deren Grunde sich später bei der Fruchtreife die Haube emporhebe. Bei Pellia calycina dagegen sei die Blüthenhülle kelchartig, aufrecht röhrenförmig, ringsum geschlossen und die Haube meist eingeschlossen, nämlich nicht über die Hülle hervorragend.

Die Prüfung der Angaben der verschiedenen Schriftsteller führten Gottsche zu der Ueberzeugung, dass sich dieselben meist nicht mehr auf Pellia epiphylla, sondern mehr oder weniger auf P. calycina beziehen. Selbst da, wo jenen Beschreibungen Zeichnungen beigegeben seien, sollen diese letztern fast immer auf Pellia calycina weisen.

Gottsche gibt nun in seiner Schrift noch das Resultat seiner Untersuchungen von einer grossen Menge getrockneter Pellia-Arten aus Deutschland, Oesterreich, England, Irland, der Schweiz, Frankreich, Savoyen, Jütland, Dänemark, sogar von solchen aus den Canarischen Inseln, die er theils bei P. epiphylla, theils bei P. calycina unterbringt.

Bei diesen Untersuchungen fand Gottsche an Pflanzen, welche von mir beim Mummelsee (Baden) gesammelt wurden, ferner an solchen aus Schlesien, eine durch die Form der Blüthenhülle von den beiden geschilderten Arten abweichende Bildung, die ihn dahin führt, die betreffende Pellia als Zwischenform der beiden bekannten Arten anzusehen.

Bei derselben weicht die Form der Hülle von der schuppenartigen der Pellia epiphylla ab und erhebt sich auch oberhalb der austretenden Haube und Frucht entweder ganz niedrig, wallartig, oder kurz röhrig, becherartig; diese Form stellt nun Gottsche mit der Bezeichnung Pellia Neesiana als Zwischenglied zwischen beiden bekannten Arten auf und macht den Vorschlag alle diese Formen unter der gemeinsamen Bezeichnung Pellia epiphylla zu vereinigen und sie in folgender Weise zu charakterisieren:

A. forma Dillenii — involucro squamiformi — calyptra exserta;
B. forma Neesiana — involucro tubuloso (interdum imperfecto), calyptra exserta;
C. forma Taylori — involucro perianthiiformi, calyptra inclusa.

1) „Einige Bemerkungen zu Thom. Jensen, Conspectus Hepaticarum Daniae eller Beskrivelse af de Danske Halvmosser (aus der „Botanisk Tidsskrift“ Bd. I, Kjöbenhavn 1866, p. 55—166). Von Dr. Gottsche.

Limpricht stimmt diesem Vorschlage in seinem vortrefflichen und gründlichen Werke über die Lebermoose von Schlesien [1]) p. 328 nicht bei und führt diese Formen Gottsche's als besondere Arten: P. epiphylla, Neesiana und calycina auf.

Dr. Gottsche hat bei seinen Untersuchungen an Pellia die Elateren der Früchte nicht in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen; wenn nun derselbe p. 50 seiner „Bemerkungen" sagt, dass diese „nur eine Probe geben wollen, wie auch die bekanntesten Pflanzen der heimischen Lebermoosflora noch Stoff genug zur Untersuchung darbieten und also durch Nees vortreffliche „Naturgeschichte der Europäischen Lebermoose" keineswegs alle Fragen erledigt" sind, so kann ich in Folgendem diesen Ausspruch nur bestätigen.

Ist man geneigt als Charakteristicum unserer Pellia-Arten zunächst die Blüthenhülle mit der Haube auf dem Rücken des Laubes als wichtigsten Punkt ins Auge zu fassen, so wird man, wo diese Organe einmal vorhanden sind, in den meisten Fällen wohl auch noch die Früchte auffinden und diese sind es nun, welche die besten und untrüglichsten Kennzeichen zur sichern Unterscheidung der Arten Pellia epiphylla und P. calycina gewähren und darthun, auf welche Seite P. Neesiana zu treten habe.

Es sind nämlich die in den meisten Schriften über Pellia genannten Elateren, welche vortreffliche Anhaltspunkte zum Studium unserer Pflanzen abgeben.

Was mit dem Namen „Elateren" (Schleudern) aber gewöhnlich bezeichnet wird, sind meistens Elaterenträger, wie ich bereits in der „Botanischen Zeitung" im Jahre 1877 bei Beurtheilung des Buches von Du Mortier „Hepaticae Europae" [2]) nachgewiesen habe.

Elaterenträger fand ich auch, wie daselbst erwähnt ist, an den Klappenspitzen der Früchte von Metzgeria und Aneura [3]).

Limpricht hat in dem Nachtrage zu den Lebermoosen in der Kryptogamen-Flora von Schlesien a. a. O. p. 440 meine damaligen

---

1) Kryptogamen-Flora von Schlesien. Im Namen der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur herausgegeben von Prof. Dr. Ferd. Cohn. Breslau 1877.

2) Hepaticae Europae. Jungermannideae Europae post semisaeculum recensitae, adjunctis Hepaticis, auctore B. C. Du Mortier. Bruxelles 1874.

3) Für jenen Aufsatz war mir leider nicht gestattet ausser Zeichnungen von Frullania und Lejeunea noch weitere Bilder beizufügen, welche für die Schilderung der genannten Angaben über die Pellia-Früchte von Werth gewesen wären. Auch wurde mir die Correctur der Druckbogen vorenthalten und eine von mir eingereichte Berichtigung der vielen Druckfehler nicht zur Veröffentlichung gebracht.

Mittheilungen hervorgehoben, ohne dass aber in späteren Arbeiten anderer Schriftsteller, soweit mir solche zugänglich wurden, auf die geschilderten Verhältnisse Rücksicht genommen worden wäre. Nur Sydow folgt in seiner Schrift über Lebermoose[1]) p. 69 den Ausführungen Limpricht's.

Die Fruchtkapseln der Pellia-Arten schlagen bei der Reife ihre Klappen ähnlich den andern Jungermannien ganz zurück, so dass der Inhalt der Frucht leicht sichtbar wird. Beim Benetzen richten sich die Klappen wieder auf und schliessen sich oben zusammen. Es ist desshalb nöthig, wenn nicht eine noch geschlossene Kapsel, an welcher man durch dünne Längsschnitte den Inhalt blosslegen kann, zu Gebote steht, die offene Frucht auf dem Objectglas trocken unter ein Deckglas zu bringen und dann erst mit Wasser zu benetzen, um die Elaterenträger, welche dem Grunde der Kapsel dauernd aufsitzen, beobachten zu können. In diesem Zustande sind dann gewöhnlich die eigentlichen Elateren, sowie die Sporen je nach dem Stadium ihrer Reife entweder theilweise oder ganz ausgestreut.

Pellia epiphylla Dillen.

20 bis 30 bräunliche Schläuche, welche fast alle an ihrem Grunde gewöhnlich zu einer ganz kurzen oder auch bis zu 0,1 mm hohen compacten Säule vereinigt sind, bilden die mit dem Boden der Kapsel verwachsenen Träger der freien Elateren. Diese Schläuche sind unter sich sehr verschieden, einzelne ganz dünn, die meisten aber bis 0,025 mm dick, am obern Ende conisch, stumpf und enthalten je eine einfache oder zweitheilige, gewöhnlich aber drei- bis viertheilige braune Spiralfaser, durch welche der sonst farblose Schlauch seine Färbung erhält. Zuweilen sieht man auch solche Träger, deren Spiralfasern fünf- bis sechstheilig sind; sehr selten findet man auch einen kurzen stumpfen Schlauch am Grunde der Säule, welcher nur Ringfasern zeigt. An ihrem obern freien Ende sind diese Elaterenträger mehr oder weniger hakenförmig gekrümmt, wodurch es denselben möglich wird, die eigentlichen Elateren (mit den Sporen) kürzere oder längere Zeit zurückzuhalten, auch ohne mit denselben verwachsen zu sein, d. h. nach bereits vollzogener Loslösung von den Trägern.

Diese losen Elateren sind bis 0,5 mm lang, sehr dünn, stark verbogen, in Folge dessen unter sich verschlungen und bilden eine Art

---

1) Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Bearbeitet von P. Sydow. Berlin 1882.

Wolke um und über dem Träger, welche sich oft schwer mit der Nadel von diesem ganz trennen lässt; sie enthalten eine weitläufig und schlaff gewundene zweitheilige (selten in etwas dickern Schläuchen auch dreitheilige) Spiralfaser. Einmal konnte ich in einer Kapsel 5000 Elateren neben 4500 Sporen zählen.

Ausser diesen eigenthümlichen Elaterenträgern (die übrigens in gleicher Form auch bei Pellia Neesiana vorhanden sind), durch welche wir die Pellia epiphylla von Pellia calycina stets sicher und leicht unterscheiden können, bieten auch die Kapselklappen, wie uns Limpricht (a. a. O.) belehrt, noch ein treffliches Merkmal; die langgestreckten Zellen der innern Schicht dieser Klappen enthalten zahlreiche Halbringfasern, welche man leicht sehen kann und welche den Kapselklappen der Pellia calycina fehlen. Pellia epiphylla ist ausserdem monöcisch, während P. Neesiana und P. calycina diöcisch sind.

Unterhalb der schuppenförmigen Blüthenhülle auf der obern Seite des Laubes sitzen auf der Mitte derselben die männlichen Blüthenorgane, undeutlich zweireihig, in Gestalt kleiner warzenförmig erhöhter Punkte, welche gewöhnlich je eine Anthere enthalten. Diese Wärzchen (5 bis 20), am getrockneten Laube kaum sichtbar, treten nach dem Benetzen desselben deutlich hervor. Das Laub der Pellia epiphylla ist derber als jenes der P. calycina; die getrocknete Pflanze, auch wenn solche nachträglich längere Zeit in Wasser gelegen hatte, bleibt beim Herausnehmen aus demselben starr und fällt nicht zusammen, wie dies bei P. calycina gewöhnlich der Fall ist.

Pellia epiphylla ist eine Kieselpflanze und, wie mir scheint, weniger verbreitet als die beiden andern Arten.

Pellia Neesiana Gottsche.

Bei Pellia Neesiana gleicht der Kapselinhalt jenem der P. epiphylla; Elaterenträger und Sporen bieten kein greifbares Merkmal zur Unterscheidung beider. Aber die Form der Fruchthülle beschränkt sich nicht auf eine blosse Schuppe, sondern erhebt sich auch oberhalb der sonst wie bei P. epiphylla weit hervortretenden Haube bald mehr bald weniger zu einer kurzen Röhre.

Die langgestreckten innern Zellen der Kapselwand enthalten gleich jenen der P. epiphylla zahlreiche Halbringfasern. Dagegen ist P. Neesiana zweihäusig; die zahlreichen Antheridienwärzchen findet man auf besondern Pflänzchen.

In der Nähe von Salem konnte ich auf einem feuchten, schattigen Waldwege Pellia Neesiana während vieler Jahre (1865 bis 1873,

später kam ich nicht mehr dahin) an einer und derselben Stelle beobachten. Die männlichen Pflanzen nahmen ein etwa zwei Quadratmeter grosses Stück des Weges in Anspruch und ungefähr zehn Schritte davon entfernt fructificirte die weibliche Pflanze in ähnlich grosser Ausbreitung; bei letzteren konnte ich nie Antheridienwarzen auf dem fructificirenden Laube sehen.

Pellia Neesiana lebt sowohl auf kalfreiem, als auch auf kalkhaltendem Boden und ist wohl mehr verbreitet als P. epiphylla, mit welcher sie gewöhnlich verwechselt wird. Ich erhielt P. Neesiana von verschiedenen Standorten aus Steiermark durch J. Breidler, aus der Umgebung von Wien durch M. Heeg; kürzlich sandte sie mir Professor Kieffer aus Bitsch in Lothringen, reichlich fruchtend, theils in gemischten, theils in rein ♂ Rasen; im Rhaetikon soll sie, wie mir K. Loitlesberger mittheilt, in grossen rein ♂ und ♀ Rasen, häufig und ebenso reichlich fruchtend als P. epiphylla vorkommen. Vergleiche noch dessen Schrift: „Vorarlbergische Lebermoose“.[1])

Nach Dr. von Klinggraeff[2]) kommt P. Neesiana auch in Westpreussen bei Elbing und Penklau vor.

Pellia calycina (Tayl.) Nees.

Wohl bei allen Abbildungen von Pellia, welche offene Früchte mit sog. Elateren darstellen, sind es die so leicht, auch an der trocknen Pflanze sichtbaren Elaterenträger, welche immer wieder als Elateren der Pellia epiphylla bezeichnet werden.

Auf dem Grunde der Kapsel sieht man öfters bis zu 100 solcher blassgelblicher Elaterenträger in der Form langer Fäden; dieselben sind unter sich nicht verwachsen, aber dauernd dem Boden der Kapsel aufgesetzt. Es sind zarte, dünne Schläuche, deren Membran aber ohne Anwendung eines Färbemittels schwer zu sehen ist; sie sind 0,60 bis 0,80 mm lang, fast gleichförmig kaum 0,005 mm dick und umschliessen eine zweitheilige Spiralfaser, welche oft sehr unregelmässig und schlaff gewunden ist; in einzelnen, etwas dickeren Schläuchen kommen auch dreitheilige Spiralfasern vor.

Die eigentlichen Elateren fallen mit den Sporen beim Platzen der reifen Frucht leicht und rasch aus; sie gleichen den Elateren

---

1) Vorarlbergische Lebermoose von K. Loitlesberger. (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien 1894.)

2) Die Laub- und Lebermoose West- und Ostpreussens von Dr. Hugo von Klinggraeff. Danzig 1893.

anderer Lebermoose, sind nur wenig verbogen, etwa 0,15 bis 0,2 mm lang, in ihrer Mitte kaum 0,01 bis 0,012 mm dick, an beiden Enden conisch und enthalten eine drei- bis viertheilige Spiralfaser.

Den gestreckten Zellen der innern Kapselschichte mangeln die Halbringfasern, die wir von den beiden andern Arten kennen. — Pellia calycina ist diöcisch; es fehlen der fructificirenden Pflanze unter ihrer stark becherförmigen Hülle, über welche die Haube nicht hervortritt, die warzenförmigen Antheridienauftreibungen.

Pellia calycina ist Kalkpflanze und ohne Zweifel die häufigste der drei Arten; sie ändert je nach dem Standorte ungemein ab, wobei sie meist steril bleibt und dann, wie von Nees geschah, fast immer bei Pellia epiphylla aufgeführt wird.

Nehmen wir vorstehende Charakteristik unserer drei Pellia-Arten sammt den hier gegebenen Zeichnungen als Ausgangspunkt zur Beurtheilung der Angaben früherer Schriftsteller, so erhalten wir folgendes Resultat:

Raddi, welcher in seiner „Jungermanniografia etrusca“ [1]) 1820 die Jungermannia epiphylla mit dem Gattungsname Pellia von Jungermannia trennte, gibt als Diagnose seiner Gattung: „Calyce e pagina superiore frondis prodeunte, limbo aliquantulum discisso“, ferner: „Semina plurima minutissima per tenuissima filamenta elastica basi vel centro capsulae adhaerentia“. Raddi nennt seine Pflanze Pellia Fabbroniana. [2]) Auf Tab. VII seiner Abhandlung sehen wir in Fig. 5 eine Fruchthülle abgebildet, welche, wie schon Gottsche auf p. 58 seiner „Bemerkungen“ ausspricht, der Pellia calycina angehört. Unter den „tenuissima filamenta elastica“ können wohl nur die Elaterenträger der letztern verstanden werden.

Durch die Freundlichkeit von Herrn Professor Dr. Arcangeli in Pisa wurde mir die Durchsicht der von Raddi hinterlassenen, in Pisa befindlichen Pellia-Sammlung ermöglicht, wobei sich herausstellte, dass sämmtliche, von Raddi dort noch mit „Pellia epiphylla“ bezeichneten Pflanzen der Pellia calycina angehören.

Ein besseres Bild als Raddi und die meisten der späteren Auctoren uns gaben, bringt Schmidel in seiner „Dissertatio de Jungermanniae

---

1) Jungermanniografia etrusca del. Sig. Giuseppe Raddi Fiorentino. Memorie di Matematica e di Fisica della Societa italiana delle scienze residente in Modena. Tomo XVIII p. 14—56. Separatabdruck: Presso Henry und Cohen. Bonna 1841.

2) In der Synops. Hepatic. irrthümlich „Fabroniana“.

charactere“ vom Jahre 1760[1]) auf Tafel III Fig. 1 von Jungermannia (Pellia) epiphylla, welches keinen Zweifel darüber zulässt, dass er die wirkliche Pellia epiphylla vor Augen hatte. Schmidel bringt ein monöcisches Laubstück mit weit über die schuppenförmige Fruchthülle hervortretenden Haube und zahlreichen, wenn auch nicht ganz richtig dargestellten Antheridienwarzen, ausserdem auf Fig. 7 einen Laubdurchschnitt mit blossgelegten Antheridien. Leider fehlt ein Bild des Kapselinhaltes.

In Hübener's „Hepaticologia germanica“ 1834[2]) lesen wir in der Diagnose seines Gymnomitrion (Pellia) epiphyllon p. 42: „calyptra exserta oblonga membranacea colorata perichaetio carnoso-celluloso cyathiformi cincta“ und p. 43: „Die Früchte, die in ein becherförmiges, die Laubsubstanz theilendes, unregelmässig gezähntes Perichaetium eingeschlossen, welches oft die halbe Haubenlänge erreicht.“ — „Die Kapsel . . . in ihrem Mittelpunkte stehen die Schleuderer in einem gedrängten Bündel, aus gelblichen Fäden bestehend, davon jeder eine lange, gescheidete Spirale bildet.“ Hübener nennt die Fruchthülle becherförmig (= P. calycina), die Haube lang hervortretend (= P. epiphylla), die Schleudern in einem gedrängten Bündel (= Elaterenträger von P. calycina).

Corda beschreibt in „Deutschlands Jungermannien“[3]) 1830 nur Pellia epiphylla, von welcher er u. a. p. 59 in der Diagnose hervorhebt: „Calyptra basi stipula cyathiformi cincta. Elateres longissimi, tortuosi, duplicati, vaginati“. Ausserdem schreibt er p. 60: „Auf dem Laube entsteht ein kelchförmiges Afterblatt, das niedrig und gezähnt ist. Die Mütze ist ein bis drei Mal länger als das Afterblatt. In der Mitte der Kapsel sind die Schleuderer als ein Bündel befestigt. . . . Sie sind lange, doppelte Spirale.“ Auf Tafel XVI Fig. 1 sehen wir ein Laubstück mit Fruchthülle und Haube von Pellia epiphylla, eine offene Fruchtkapsel mit Elaterenträger von P. calycina, nebenan ein gabeliges Laubstück mit Antheridien, ohne weibliche Blüthe, welches der P. calycina entnommen ist. Die Figuren 2 und 8 geben die Fruchthülle von P. calycina mit der Haube von P. epiphylla

---

1) D. Casimiri Christoph Schmidelii Dissertatio de Jungermanniae Charactere. Erlangae 1760.

2) Hepaticologia germanica oder Beschreibung der deutschen Lebermoose. Bearbeitet von Dr. J. W. P. Hübener. Mannheim 1834.

3) Deutschlands Jungermannien bearbeitet von A. J. C. Corda. In Deutschlands Flora in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen herausgegeben von Jakob Sturm. II. Abth., 26.—27. Heft.

in vergrösserter Zeichnung; Fig. 4 bringt die Elaterenträger von P. calycina und in Fig. 6 sehen wir zwei wirkliche Schleudern von P. epiphylla.

Auf Seite 141 beschreibt Corda seine Pellia epiphylla var. aeruginosa, wobei er sagt, dass die Schleudern kürzer und zarter gebaut seien; das Bild, welches er hiezu auf Taf. 39 gibt, zeigt in Fig. 2 eine sehr weit emporgehobene Haube, die Fruchthülle erinnert an P. Neesiana. Die einzige in Fig. 4 abgebildete Elatere gehört unzweifelhaft der P. epiphylla an.

Dumortier führt in „Sylloge Jungermannidearum Europae" 1831 [1]) p. 87 Pellia unter dem Gattungsnamen „Scopulina" auf und sagt von derselben: „Perichaetium cupuliforme, — Calyptra exserta, glabra, laevis. Elateres centrales, geminati, circumdati". Dumortier nennt zwei Arten: Scopulina epiphylla mit der Var. β Furcigera und Scopul. endiviaefolia. Auf Taf. II Fig. 24 gibt er uns ein Bild, dessen Fig. a mit der hervorgehobenen Haube der Pellia epiphylla entnommen ist; nebenan zeichnet er unter h eine kurze cylindrische Hülle, welche zu P. calycina führt; bei f sehen wir eine geöffnete Frucht deren „Elateres centrales" als die Elaterenträger von Pellia calycina gedeutet werden müssen. Dumortier citirt in seiner Beschreibung der Scopulina (Pellia) epiphylla Corda's Jungermannien in Sturm's „Flora von Deutschland", dessen Bilder er unzweifelhaft copirt hat.

In der kleinen Schrift: „Revision des genres" [2]) 1835 sagt Dumortier, der hier den Namen „Scopulina" verlassen und „Pellia" dafür adoptirt hat, p. 27, in Bezug auf die Frucht: „Calyptre exserte, glabe, lisse (= P. epiphylla). Elatères persistants, fixés au centre du fruit" (= Elaterenträger der P. calycina).

In dem neuesten Buche Du Mortier's „Hepaticae Europae" von 1874 bringt derselbe p. 144 die gleiche Charakteristik für das Genus wie in seiner „Sylloge", nur wie in der „Revision" mit dem Zusatze bei Beschreibung der Elateren „persistentes", welche Eigenschaft den Elaterenträger der P. calycina eigen ist. Die Figuren, welche wir in diesem Buche auf Taf. IV sehen, sind die gleichen wie jene in der Sylloge. Dumortier hat in der Beschreibung der Gattung Pellia die Eigenschaften beider Arten vermengt, auch hat derselbe seine Figuren bald der einen, bald der andern Art entnommen.

---

1) Sylloge Jungermannidearum Europae indigenarum earum Genera et Species systematice complectens. Auctore B. C. Dumortier. Tornaci nerviorum 1831.

2) Recueil d'observations sur les Jungermanniacées par B. C. Dumortier. Fascicule I. Revision des genres. Tournay 1835.

In Ekart, „Synopsis Jungermanniarum“ [1]) 1832, lesen wir p. 63 von Jungermannia (Pellia) epiphylla: „calycibus brevibus, campanulato-subcylindraceis“ (= P. calycina); ferner: „calyptra turbinato-oblonga, albida, exserta“ (= P. epiphylla). Von den Schleudern heisst es: „elateribus in centro valvarum fasciculatim collocatis“ (= Elaterenträger der Pellia calycina). Auf Taf. VII Fig. 52 sehen wir mit 1 bezeichnet zwei Laubstücke abgebildet, bei welchen die Fruchthülle und die emporgehobene Haube der Pellia epiphylla anzugehören scheinen. Das Laubstück 2 mit den Antheridienwarzen ohne weibliche Blüthenanlage ist der Pellia calycina (möglichenfalls der P. Neesiana) entnommen, wie auch 3 den Schleuderträgern der P. calycina entsprechen. Auf Taf. XIII Fig. 111 sehen wir Bilder, von denen 1 mit Antheridien der P. calycina (Neesiana), 3 links der P. epiphylla und rechts der P. calycina, die Elatere 6 sicher der P. epiphylla angehört. Gottsche nennt uns p. 58 seiner „Bemerkungen“ die Quellen, welchen Ekart Text und Bilder zu seiner P. epiphylla entnommen hat.

Nees von Esenbeck hat schon im ersten Bande seiner „Naturgeschichte der Europ. Lebermoose“ 1833 p. 99 und 103, zu welcher Zeit nur Pellia epiphylla bekannt war, als Gattungscharakter von Pellia ein „involucrum monophyllum, cyathiforme“ neben „Calyptra exserta, laevis, ore aperto, dentato“ hervorgehoben, wobei die für die Hülle bezeichnete Eigenschaft auf P. calycina, jene für die Haube auf P. epiphylla hinweist.

Dies wiederholt sich mehr oder weniger in ähnlicher Weise auch in Bd. III (1838) p. 357, 359, 374, 381 und 582, nachdem inzwischen P. calycina von P. epiphylla unterschieden worden war; selbst in Bd. IV 1838, in „Uebersicht des ganzen Systems“ wird p. XXVII noch als Gattungscharakter der Pellia gesagt: Involucrum breve, tubulosum, dentatum. Calyptra exserta. Es ist hiebei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Nees auch Formen der Pellia Neesiana mit etwas längern Hüllen vor Augen hatte.

Ebenso sind die Angaben über die Elateren theils unbestimmt, theils unrichtig. In Bd. I p. 99 und 103 wird von den Schleudern der Gattung Pellia gesagt: „Elateres praelongi, dispiri, folliculati“, womit wohl nur die Elaterenträger der Pellia calycina gemeint sein können. Die Bezeichnung der Schleudern Bd. III p. 357: „Elateres

1) Synopsis Jungermanniarum in Germania vicinisque terris hucusque cognitarum, Figuris CXVI microscopico — analyticis illustrata. Auctore Tobia Philippo Ekart. Coburgi 1832.

e basi capsulae orientes, intricati, praelongi, dispiri, solubiles“ lässt eher auf jene der P. epiphylla schliessen. Am gleichen Orte heisst es noch: „Die Schleudern entspringen aus dem untern Theil der Kapsel, sind sehr lang, dünn, zweifaserig mit deutlichem Schlauche und bei Pellia epiphylla so dicht verschlungen, dass sie, obgleich sie sich von den Wänden lösen, doch noch lange in der geöffneten Kapsel zurückbleiben.

Auf p. 375 sagt Nees wieder von P. epiphylla: „Die langen Schleudern sind grösstentheils am untern Theile der Frucht befindlich und hier knaulförmig zusammengeballt, so dass sie, obwohl getrennt, doch noch lange in der offenen Frucht zu finden sind; ihre Schläuche sind gedehnt-spindelförmig, stark hin- und hergebogen, an beiden Enden stumpf und enthalten zwei (zuweilen auch drei) Spiralfasern, deren jede unter dem Mikroskop sich als zwei schmale, braune durch einen lichteren Mittelraum getrennte Linien darstellt.“ In einem Nachtrage zu Pellia calycina p. 583 heisst es noch: „Die Schleudern sind kaum halb so lang als bei Pellia epiphylla, fadenförmig, dünn, nur ein paar Mal schlangenförmig gebogen oder auch stärker gekniet, aber nicht knieförmig umgebogen, und haben in ihrem sehr durchsichtigen an beiden Enden geschlossenen Schlauche eine starke braune weitläufig gewundene Doppelfaser.“

Man kann in vorstehenden Beschreibungen nur zum geringsten Theil auf die wirklichen Elateren der P. epiphylla, zumeist aber auf die Elaterenträger der P. calycina schliessen.

In der Synopsis Hepaticarum von 1844[1]) lesen wir p. 488: „Elateres praelongi, conglobati“. Dieser Satz lässt keinen bestimmten Schluss zu, ob damit die Elateren von Pellia epiphylla oder die Schleuderträger der P. calycina gemeint sein könnten.

David Moore[2]) gibt als Gattungscharakter von Pellia unter anderem noch an: „Elaters persistent, with two spires“. Damit können nur die Elaterenträger der P. calycina gemeint sein.

T. Husnot sagt in seiner „Hepaticologia gallica“[3]) 1880 p. 73 vom Genus Pellia: „Elatères persistent à la base des valves“ und citirt zu diesem Satze die Fig. 126 b auf Pl. XI, welche Figur ohne Zweifel die Elaterenträger der P. calycina darstellt; auch die Bezeichnung

---

1) Synopsis Hepaticarum von Gottsche, Lindenberg und Nees von Esenbeck. Hamburg 1844.

2) Report on Irish Hepaticae by David Moore. Dublin 1876.

3) Hepaticologia gallica. Flore analytique et descriptive des Hepatiques de France et de Belgique par T. Husnot. 1880.

„persistant“ kann sich nur auf diese beziehen. Die Fig. 126 a stellt ein Laubstück mit Fruchthülle und weit emporgehobener Haube der P. epiphylla vor.

H. von Klinggraeff führt (a. a. O.) bei Pellia an: „Schleuderer zweispirig“. Diese Bezeichnung kann sowohl auf die wirklichen Schleudern der Pellia epiphylla, als auch auf die Schleuderträger der Pellia calycina bezogen werden.

Bestimmter drückt sich M. Heeg in seiner Schrift „Die Lebermoose Nieder-Oesterreichs“ [1]) p. 121 und 122 in Bezug auf die Schleudern aus, indem er die der P. epiphylla als „lang, gewunden“ und jene der Pellia endiviaefolia Dum.[2]) (calycina) „kürzer als bei voriger, nicht gewunden“ bezeichnet. Schleuderträger sind aber nicht erwähnt, wenngleich diese constanter sind und leichter und sicherer zur Unterscheidung beider Arten führen müssen.

Professor Dr. Goebel gedenkt in „Archegoniatenstudien“, Heft I der Flora von 1895, in freundlicher Weise meines obengenannten Aufsatzes in der Botan. Zeitung von 1877 bezüglich der daselbst gegebenen Notizen über Pellia. Goebel reproducirt a. a. O. ein Hedwigsches Bild von Pellia, Taf. I, Fig. 5, welches der Pellia calycina entnommen und die wirklichen Elaterenträger derselben zeigt. Auch der schematische Durchschnitt einer geschlossenen Frucht Fig. 1 weist auf dieselbe Art hin, wobei aber nur die Elaterenträger mit den Sporen angedeutet sind, die wirklichen Elateren jedoch fehlen.

Alle diejenigen mir bekannten Schriften, in welchen Pellia besprochen ist, wobei aber der Elateren nicht Erwähnung geschieht, wie dies der Fall ist in Lindenberg, „Synopsis Hepaticarum“ 1829, „Deutschlands Kryptogamenflora“ von Dr. E. Rabenhorst, Leipzig 1848, Stephani, „Deutschlands Jungermannien“ 1879, Paul Kummer, „Der Führer in die Lebermoose“ 1875, sollen hier nicht weiter erwähnt werden. Ebenso verzichte ich auf eine Beurtheilung des Nachfolgenden, was Gottsche p. 51 seiner „Bemerkungen“ vorbringt, da mir die daselbst angeführte Litteratur unzugänglich ist, mir

---

1) Die Lebermoose Niederösterreichs. Eine Zusammenfassung der bis zum Ende des Jahres 1892 für das Gebiet nachgewiesenen Arten. Von M. Heeg. Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Jahrgang 1893.

2) Durch die gegenwärtigen Prioritätsforschungen sind wir geradezu beim Babylonischen Thurmbau angelangt und werden, je mehr wir die Sprache der „Synopsis Hepaticarum“ verlassen, desto weniger zu einem gegenseitigen Verständniss bei unserer Lebermoosnomenclatur kommen.

auch nicht bekannt ist, ob deren Bilder sich auch auf Darstellung der Früchte von Pellia und ihres Inhaltes erstrecken.

Gottsche sagt a. a. O.: „weder Hooker, noch Taylor, noch Nees haben den Arbeiten ihrer Vorgänger die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt. Hooker hat in seiner Tafel 47 (mit Ausnahme von Fig. 4, welche wirklich Pellia (Ig.) epiphylla zu sein scheint) nur Pellia calycina gezeichnet und beschrieben. Dr. Taylor hat bei dieser Tafel weder die Zeichnung noch den Text studirt, sonst hätte er sie zu seiner Ig. calycina in Mackay's Flora Hibernica citiren müssen, und Nees schweben nur Bilder, ähnlich den Hooker'schen Figuren vor, wenn er von Pellia epiphylla spricht und er kann dabei Ig. calycina Taylor von seiner Pellia epiphylla nicht recht klar unterscheiden, gleichwohl lag allen drei Forschern die wirkliche Ig. epiphylla in einem correcten Bilde Engl. Bot. tab. 771 mit klarem Texte und in der Beschreibung von Dillen vor, die nichts zu wünschen übrig lässt".

Es dürfte hier noch der Ort sein auch die mir zugänglichen Sammlungen getrockneter Lebermoose, in welchen Pellia vertreten ist, zu erwähnen und zwar zunächst die „Hepaticae Europaeae exsiccatae" von L. Rabenhorst erst allein, dann, mit Decas 21 beginnend, von Dr. Gottsche und L. Rabenhorst gemeinschaftlich herausgegeben. Es wurden in dieser Sammlung 13 Nummern von Pellia vertheilt, sechs davon als Pellia calycina und sieben als Pellia epiphylla.

Zur Controlle der Bestimmungen dienten mir ausser der von Rabenhorst erhaltenen, in meinem Besitze befindlichen Exemplare noch die meiner Freunde, Apotheker Leiner und Dr. Stizenberger, sowie jene der Akademie in Pisa.

Als Pellia calycina sind folgende Nummern mit richtiger Bestimmung vertheilt:

No. 181 Bonn: P. Dreesen.
„ 242 Schweiz: Cramer.
„ 297 Württemberg: Kemmler.
„ 393 Jütland: Jensen.
„ 486 und 642 Baden: Jack.

Als Pellia epiphylla:

No. 29 A) a) Sachsen: L. Rabenhorst.
b) Baden: Jack, ist Pellia calycina. Von dieser fehlt in einer der vier genannten Sammlungen die entsprechende Pflanze, in einer andern sind beide Stellen a und b mit Pellia calycina beklebt.

No. 29 B) Sachsen: Rabenhorst.
„ 30 Sachsen: Rabenhorst, ist P. calycina.
„ 105 Sachsen: Nagel ist P. calycina. In keiner der vier genannten Sammlungen konnte ich aber ♀ Blüthentheile, wie die betreffende Etikette angibt, finden.
„ 124 Schweiz: Hepp, gehört zu P. calycina.
„ 221 a) Frankreich: Paris. Die betreffende Etikette, welche die Bezeichnung „Pellia epiphylla" trug, wurde nachträglich durch eine „Schedula emendata" mit dem richtigen Namen Pellia calycina bezeichnet.
„ 221 b) Württemberg: Kemmler, ist P. calycina.
„ 245 Schweiz: Hepp, ist P. calycina.
„ 457 Pellia epiphylla var. intermedia, Karpathen Kalchbrenner, soll als P. Neesiana Gottsche bezeichnet werden.

Bezüglich dieser Berichtigungen der Rabenhorst'schen Hepaticae ist übrigens die Bemerkung nicht zu unterdrücken, dass Rabenhorst zuweilen, wo er eine Art von zwei Seiten (Sammlern) erhalten hatte, oder ihm die Exemplare des einen Einsenders nicht in der nöthigen Anzahl zu Gebote standen, sich in einem solchen Falle mit Exemplaren von anderer Einsendung zur Ergänzung des Fehlenden bediente, was in manchen Fällen nicht von Nutzen sein konnte. Bezüglich andern Sammlungen finden sich Exemplare von Pellia in

a) T. Husnot, „Hepaticae Galliae":
Fasc. I No. 21 und 22 Pellia epiphylla, No. 23 P. calycina;

b) B. Carrington und W. H. Pearson, „Hepaticae Britannicae exsiccatae":
Fasc. II No. 142 a und b P. calycina;
Fasc. III No. 200, 201, 202 und 203 P. epiphylla; sämmtlich schön und reich an monöcischen Blüthentheilen;

c) S. O. Lindberg et E. Fr. Lackström, „Hepaticae Scandinavicae exsiccatae":
Fasc. I No. 25 P. epiphylla in schönem Exemplare;

d) Dr. B. Wartmann und B. Schenk, „Schweizerische Kryptogamen":
Fasc. VIII No. 374 Pellia epiphylla, Liestal: Dr. Hepp, gehört wie No. 241 in Rabenhorst's Sammlung der P. calycina an;

e) Jack, Leiner und Stizenberger, „Kryptogamen Badens":
Fasc. II No. 162 Pellia calycina a) Salem: Jack, b) Konstanz: Leiner.

Professor Kieffer in Bitsch, welchem ich, wie in vorstehendem Aufsatze (über Pellia) Seite 6 angeführt, Pellia Neesiana vom sog. Vogesias (Urgebirge) in fruchtenden Pflanzen verdanke, sammelte daselbst auch an überflutheten Steinen in einem Waldbache eine Form undulata dieser Art in schönen grossen aufrechten dichten Rasen. Die Pflanzen haben eine Länge von 70 bis 80 mm und einzelne tragen an ihrem untersten Theile, bevor eine Verästelung des Laubes beginnt, noch leere Fruchthüllen, an welchen die Art leicht erkenntlich ist.

Die getrocknete Pflanze zeigt die Eigenschaft der Pellia epiphylla, in Wasser gelegt und wieder aus demselben ausgehoben nicht zusammenzufallen, wie letzteres bei Pellia Neesiana und P. calycina auf kalkhaltendem Boden gewachsen, der Fall ist (was wohl dem Kaligehalt der Unterlage zugeschrieben werden muss).

Die frische, saftige, oder, wenn getrocknet, in Wasser wieder aufgeweichte und aufgequollene Pflanze erinnert lebhaft an Aneura pinguis und gibt zu Verwechslung mit derselben Anlass, die dies leicht auch bei der Form undulata der Pellia calycina der Fall ist.

Wo Hüllen zu finden sind, wie an der erwähnten Pflanze aus Lothringen, ist ein Erkennen der Pellia leicht möglich, ganz anders ist dies, wenn solche Hüllen fehlen.

Schon Nees von Esenbeck macht auf die Möglichkeit einer Verwechslung von Aneura pinguis in ihren breiteren Formen mit Pellia (epiphylla)[1]) in seiner Naturgeschichte der europ. Lebermoose Bd. III Seite 432 bei Aneura pinguis aufmerksam und sagt: „Es gibt aber saftige, brüchige, besonders Wasser bewohnende glänzendere Formen dieser letzteren (Pellia epiphylla), bei welchen die Verdickung der Substanz längs der Mitte wenig in die Augen fällt, und wo die Randlappen stärker hervortreten; diese können leicht mit Aneura pinguis verwechselt werden, um so mehr, da sie meist ohne Frucht vorkommen.“

Ein Merkmal, welches in allen zweifelhaften Fällen sicher entscheiden hilft, liegt in der gabligen Vertheilungsweise der Pellia, da hingegen die Aneura seitliche Innovationen treibt und sich an der Spitze nur unregelmässig gablig theilt, wobei die Läppchen stets abgerundet, nie selbst wieder, die neue Theilung vorbildend, ausgerandet

1) Bekanntlich hat Nees von Esenbeck die abweichenden Formen der Pellia alle von P. epiphylla, wie schon Seite 7 angeführt, abgeleitet, während wohl die meisten derselben der P. calycina oder z. Th. auch der P. Neesiana angehören mögen.

sind. An der Stelle einer solchen Ausrandung nun, oder jeder jüngsten Theilung einer Frons, wird man bei Pellia auf der unteren Seite immer eine stumpfe Anschwellung oder einen Höcker finden, mit welchem hier die verdickte Substanz der Mitte endet. Einen solchen Höcker sieht man nie bei Aneura pinguis, welche noch ausserdem gewöhnlich schmäler, steifer, im Trocknen rigider und oft knorplig, tiefer- und buchtig-gelappt, von sehr gesättigtem Grün oder Braungrün und durch einen eigenthümlichen Fettglanz ausgezeichnet ist, statt dass die Pellia im Leben mehr feucht und wässrig glänzt.

Tafelerklärung.

Taf. 1 Fig. 1. Offene Kapsel von Pellia epiphylla. Vergr. 10:1.
Fig. 2. Elateren und Sporen derselben. Vergr. 75:1.
Fig. 3. Elaterenträger derselben. Vergr. 75:1.
Fig. 4 und 5. Elateren derselben. Vergr. 316:1.
Fig. 6. Elaterenträger derselben. Vergr. 250:1.
Taf. 2 Fig. 7. Offene Kapsel von Pellia calycina. Vergr. 10:1.
Fig. 8. Elateren und Sporen derselben. Vergr. 75:1.
Fig. 9. Elaterenträger derselben. Vergr. 75:1.
Fig. 10—13. Elateren derselben. Vergr. 316:1.
Fig. 14. Elaterenträger derselben. Vergr. 316:1.

Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser.

Von

K. Goebel.

Hierzu Tafel II und 11 Textabbildungen.

I. Streptochaeta.

Es gibt Pflanzenformen, die desshalb unser Interesse besonders auf sich ziehen, weil sie unter ihren Verwandten eine eigenthümlich vereinzelte Stellung einnehmen. Sie erscheinen als Ueberbleibsel aus einer lange vergangenen Zeit, Fremdlinge, deren jetzige Vereinzelung bedingt ist durch Aussterben der Bindeglieder zwischen ihnen und den jetzt auf dem Höhepunkt ihrer Entwickelung befindlichen Formen. Als einen solchen Typus betrachte ich z. B. unter den Moosen Buxbaumia, die früher in dieser Zeitschrift ausführlicher besprochen wurde. Unter den Gräsern gibt es mehrere derartige Typen, als deren eigenthümlichste Vertreter wohl die Gattungen Anomochloa und namentlich Streptochaeta bezeichnet werden dürfen.[1]) Die letztere ist durch ihr biologisches sowohl wie durch ihr morphologisches Verhalten so merkwürdig, dass sie wiederholt der Gegenstand der Untersuchung war.

Zunächst seien die biologischen Verhältnisse erwähnt, deren Kenntniss wir Fritz Müller verdanken. Da seine kurze Mittheilung[2]) wenig bekannt geworden zu sein scheint, so mag hier das Wichtigste daraus folgen.

„Dieses seltene Gras, dessen Blüthenbau so seltsam ist, dass Endlicher zweifelte, ob es richtig beschrieben sei, steht auch in seiner Ausrüstung für die Verbreitung der Samen einzig da, nicht nur unter den Gräsern, sondern in der ganzen Pflanzenwelt. Die Blüthen stehen, meist ihrer fünf bis acht, in einer einfachen Aehre, die sich so langsam aus der sie umschliessenden Scheide hervorschiebt, dass mehr als zwei Wochen zwischen dem Hervortreten der ersten, obersten, und der letzten, untersten, Blüthe verstreichen können; so trat bei einer Aehre die erste Blüthe am 10., die sechste und letzte um 25. Dezember v. J. hervor. Meist ehe noch die Blüthe vollständig

1) Von Streptochaeta gilt der Ausspruch Endlicher's noch heute: „Gramen brasiliense admodum paradoxum, vix rite descriptum (genera plantarum Nr. 911).

2) Fritz Müller, Einige Nachträge zu Hildebrand's Buche: „Die Verbreitungsmittel der Pflanzen.“ Kosmos, 17. Bd. 1885 p. 441.

der Scheide entstiegen ist, treten aus ihrer Spitze die drei einfachen fadenförmigen Griffel hervor und biegen sich nach aussen; sie halten sich frisch, bis ihnen nach Tagen die Staubbeutel folgen. . . .

„Den Stengel und die Staubgefässe umgeben zwei mit einander abwechselnde Kreise von je drei spelzenartigen Blättern. . . . Um den äusseren Kreis herum zieht sich ein Kranz kurzer steifer gezähnelter Deckblätter, deren Zahl und Stellung schwer festzustellen ist, da sie mehr oder weniger mit einander verwachsen. Von den drei äusseren Spelzen sind die beiden von der Achse des Blütenstandes abgewendeten kürzer als die inneren und laufen in eine etwas nach aussen gebogene Spitze aus; die dritte Spelze dagegen, die äusserste von allen, die der Achse anliegt, setzt sich in eine überaus lange, schraubenförmig gewundene Granne fort (daher der Name der Gattung), die sich an der Spitze der Aehre befestigt. Die Spindel der Aehre nämlich verlängert sich über die oberste Blüthe hinaus und endigt in einen keulenförmigen Knopf, der dicht mit in mannigfaltiger Weise (S-förmig, hakenförmig u. s. w.) gebogenen, dicken steifen Haaren bedeckt ist. Zwischen diese verwickeln sich nun die schraubenförmigen Grannen. Die Grannen der obersten Blüthen wachsen oft weit über den Endknopf der Aehre hinaus, um dann zu ihm zurückzukehren. Zu dieser Umkehr werden sie, wie man an den Knospen sieht, dadurch gezwungen, dass die sie umschliessende Scheide ihnen nicht gestattet, weiter aufwärts zu wachsen. Wie bei den Ranken von Kletterpflanzen, die eine Stütze gefunden, scheinen auch von den überaus zahlreichen Umläufen der schraubig gewundenen Granne ebensoviele nach rechts wie nach links zu laufen; eine genaue Zählung ist kaum auszuführen. Bald folgen sich die Wendepunkte ziemlich rasch, bald sind lange Strecken der Schraube in gleicher Richtung gewunden. Wenn die Samen reif sind, lösen sich die Aehrchen und hängen nun an ihren langen Grannen von dem Endkopfe der Aehre nieder, bis ein vorüberstreifendes Pelzthier sie entführt. . . .

„Bei den meisten Ausrüstungen zur Verbreitung der Samen, welcher Art diese auch sein mögen, ist zur Zeit des Blühens noch nichts zu sehen. Bei Streptochaeta dagegen ist die ganze Verrichtung schon lange vor der Blüthezeit vollständig ausgebildet und dies scheint mir das nicht am wenigstens Bemerkenswerthe an diesem Falle.“

Soviel über die eigenartige biologische Ausrüstung der Pflanze.

Was die Morphologie anbelangt, so hat die Untersuchung der fertigen Zustände Anlass zu verschiedenen Auffassungen gegeben.

Zunächst hat Döll[1]) sich mit der Deutung der Gestaltungsverhältnisse befasst. Er schildert dieselben in der Flora brasiliensis folgendermassen: „Spiculae uniflorae, teretes in spicae simplicis rhacheos excavationibus spirali ordine laxius dispositae, singulae, subsessiles, spicae ramum brevissimum referentes, squamis involucratae, flosculo unico hermaphrodito terminatae". Döll's theoretische Auffassung der Anordnung und Bedeutung der einzelnen Theile der Aehrchen ergibt sich aus seinem von Eichler (Blüthendiagramme I p. 123) wiedergegebenen Diagramm. (Vergl. die nebenstehende Fig. 1.) Darnach soll das Aehrchen nach 2 seitlichen Vorblättern 3 alternirende 3zählige Spelzenquirle tragen, an welche die Staubblätter, die Alternation fortsetzend, sich anschliessen, der äussere Kreis soll aus Hüllspelzen gebildet, die beiden inneren aber als Perigon zu deuten sein. Nun hat schon Eichler a. a. O. darauf aufmerksam gemacht, dass dieser Deutung die Thatsache widerspreche, dass der zweite Kreis aus Spelzen sehr ungleicher Beschaffenheit bestehe; die erste ist etwa einen Zoll gross und mit mächtiger Granne versehen, die zweite und dritte sind viel kleiner und grannenlos. Grannen finden sich bei den Gräsern, aber sonst nur bei Deck- und Hüllspelzen. Eichler zieht desshalb vor, nur den inneren Kreis als Perigon zu betrachten, er hält im Uebrigen die Blüthe wie Döll für terminal an der Aehrenaxe.

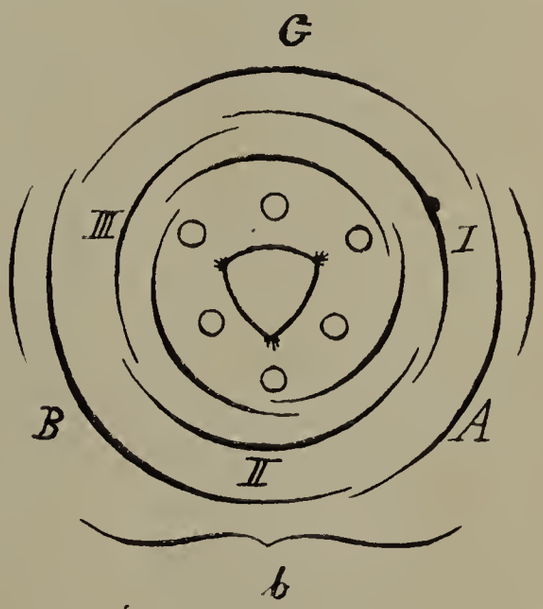


Fig. 1. Dölls Diagramm von Streptochaeta. b Deckblatt des Blüthensprosses; A, B, C Hüllspelzen; I, II, III äusseres Perigon (das innere ist nicht beziffert) der als terminal betrachteten Blüthe.

Dölls Diagramm ist nun, wie unten gezeigt werden soll, thatsächlich nicht richtig und demgemäss auch seine Auffassung unhaltbar. 1889 unterzog Čelakovsky[2]) den Aehrchenbau von Streptochaeta einer eingehenden Besprechung, in der er zu dem Schlusse gelangte, dass diese Gattung eine sehr alte, dem ursprünglichen Typus noch nahestehende und darum isolirte Sippe darstelle, die im Stande sei

1) Jahresbericht des Mannheimer Vereins für Naturkunde 1868. Flora brasiliensis, Gramina vol. II pars III p. 218.

2) Ueber den Aehrchenbau der brasilianischen Grasgattung Streptochaeta Schrader von Dr. Lad. Čelakovsky. Sitzgsber. der Kgl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, 1889, p. 14.

manche zweifelhafte und strittige Punkte des normalen Baues der Grasblüthe in ein helleres und besseres Licht zu setzen.

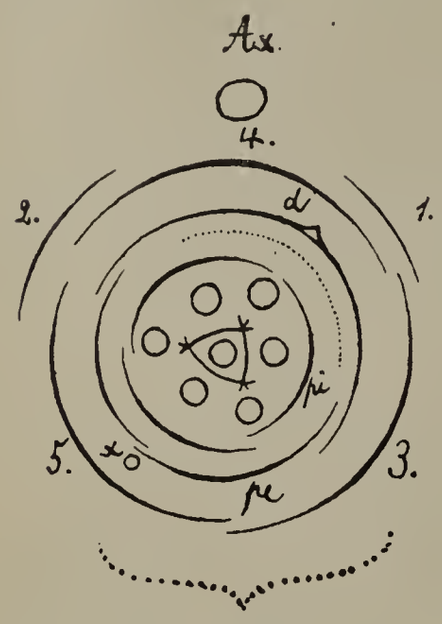


Fig. 2. Čelakovsky's Diagramm von Streptochaeta (mit ergänztem Deckblatt). Ax Hauptaxe der Inflorescenz; 1—5 äussere Schuppen des Aehrchens; d Deckblatt der Blüthe; x Axende der Aehrchenaxe; pe äusseres, pi inneres Perigon.

Čelakovsky unterscheidet mit Recht 1. die kleinblättrige Hülle und 2. die grosse Deckspelze, welche die Blüthe einschliesst. Erstere bestand bei den von ihm untersuchten Exemplaren stets aus 5 kleinen „Hüllspelzen". Zwei derselben stehen lateral. Darauf folgt ein „3zähliger Cyklus", von welchem Blatt 3 seitlich nach vorn, Blatt 4 genau nach hinten, Blatt 5 (in Fig. 2) links nach vorn fällt.

Die begrannte grosse Spelze fasst Čelakovsky als Deckspelze auf, die auf sie folgenden kleineren als Vorspelzen; die Anordnung dieser Organe wird aus dem beifolgenden Querschnitt Fig. 2 hervorgehen; die drei inneren Blätter würden das hier am vollständigsten unter allen Gräsern entwickelte Perigon darstellen.

Neuerdings ist derselbe Autor in seiner Abhandlung „Das Reductionsgesetz der Blüthen etc." (Sitz.-Ber. der Königl. böhm. Gesellsch. der Wissensch. Mathem.-Naturwiss. Klasse 1894, p. 92 ff.) auf Streptochaeta zurückgekommen, auf Grund der Untersuchung einer zweiten Art, Str. Sodiroana. Čelakovsky fügt hier seiner früheren Deutung eine Ergänzung hinzu. Er nimmt an, dass die in der Achsel der langen begrannten Deckspelze stehende Blüthe ein sechszähliges Perigon besitze, von dem ein Blatt, nämlich das über die Deckspelze fallende, unterdrückt sei. „Sollte eingewendet werden, dass das supponirte geschwundene Perigonblatt noch niemals auch nur spurweise gefunden worden ist, so weise ich auf das ablastirte Blatt des ersten Staminalkreises bei den Zingiberaceen hin, welches auch noch niemals, wiederkehrend oder irgendwo erhalten, gesehen worden ist." (Čelakovsky a. a. O. p. 94 und 95.) In der That aber zeigt, wie aus den weiter unten folgenden Angaben hervorgehen wird, die Entwickelungsgeschichte, dass das von Čelakovsky „supponirte geschwundene Perigonblatt" als Rudiment noch vorhanden, und dass die Blüthe eine seitliche, in der Achsel der Deckspelze stehende ist, wodurch seine Auffassung bestätigt und auf eine thatsächliche Grundlage gestellt wird.

Zunächst ist indess des einzigen Versuches, den Bau von Streptochaeta auf Grund der Untersuchung jüngerer Entwickelungsstadien zu deuten, zu gedenken.

Schumann hat in seinem Buche „Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss“, Leipzig 1890, p. 106 ff., auch Streptochaeta besprochen, ist dabei aber zu irrigen Angaben gelangt. Nach ihm sollen die Blüthensprösschen an den Aehrenaxen nicht, wie alle anderen Autoren angeben, spiralig, sondern distich angeordnet sein, was nicht der Fall ist. Schumann sagt: „Als ich genau die Ränder der scharfen Spindel von Knoten zu Knoten verfolgte, konnte ich mühelos constatieren, dass die Schraubenlinie, in welcher die Aehrcheninsertionen die Axe umliefen, nur in Folge des Trocknens entstanden war, dass aber, wenn diese secundäre Drehung corrigirt wurde, die Blüthensprösschen in regelmässiger Distichie über einander standen“. Er beschreibt sodann die bekannten Bauverhältnisse; ein steriles Axende hat er an den Aehrchen gesucht, aber nicht gefunden. Die Stellung der fünf Hüllblätter wird in Uebereinstimmung mit Čelakovsky folgendermassen angegeben: Zwei in Vorblattstellung nach hinten convergirend, darauf eines schief nach vorn, dann ein median hinteres, das fünfte Blatt fällt nach vorne und steht „ungefähr symmetrisch mit Blatt 3“. Im Uebrigen macht Schumann mit Recht darauf aufmerksam, dass nur die Entwickelungsgeschichte definitive Aufklärung über die vorliegenden Fragen geben könne. Was Schumann über die „biologische Besonderheit“ von Streptochaeta sagt, kann hier mit Rücksicht auf die oben angeführten Mittheilungen von Fritz Müller, die Schumann unbekannt geblieben zu sein scheinen, übergangen werden. Schumann erwähnt, dass bei der Festucacee Streptogyne crinita die Narben nach der Befeuchtung eine ähnliche Function ausüben, wie die Spreptochaeta-Grannen, indem sie als Ranken functioniren und die Früchte aus der Tiefe der Spelzenumhüllung hervorziehen.

Damit glaube ich die Hauptsache dessen, was in der Litteratur über die Morphologie der Streptochaetaährchen vorliegt, angeführt zu haben. Das Material, welches mir zur Untersuchung vorlag[1]), gestattete zwar nicht eine lückenlose Verfolgung der Entwickelungsgeschichte, immerhin aber die Entscheidung der Hauptfrage.

---

1) Ich verdanke dasselbe der Freundlichkeit des Herrn Dr. Fritz Müller in Blumenau, Brasilien, der mir auch wiederholt Samen von Streptochaeta, die aber leider nicht keimten, übersandte.

Zunächst sei bemerkt, dass entgegen den Angaben Schumann's die Blüthensprosse an der Inflorescenzaxe in der That spiralig stehen. An der in Fig. 4 auf Taf. II abgebildeten Inflorescenz waren z. B. ausser dem links unten stehenden Seitenspross, der sich zu einer neuen Inflorescenz entwickelt haben würde, sechs Blüthensprosse vorhanden. Dieselben stehen annähernd in drei Zeilen (in anderen Fällen annähernd in vier), die Blüthensprosse 2 und 5 sind in der Figur, weil sie nach unten liegen, nicht sichtbar. Die jüngste Inflorescenz, die mir zu Gebote stand, zeigte Blüthensprosse (Aehrchen) die über die Entwickelung der Vorblätter noch nicht hinausgekommen waren (Fig. 1 u. 1a auf Tafel II). Jedes Aehrchen steht in der Achsel eines rudimentären, aber deutlich erkennbaren Deckblattes. Die beiden Vorblätter sind von ungleicher Grösse, was wohl auf eine ungleichzeitige Entstehung derselben hindeutet. Sie stehen anfangs ziemlich genau seitlich an der Achse des Aehrchens, später sind sie einander nach hinten genähert. Ueber die Entstehungsfolge der im Čelakovsky'schen Diagramm mit 3, 4, 5 bezeichneten Blätter vermag ich keine Angaben zu machen, da die betreffenden Entwickelungsstadien nicht vorhanden waren. An einer Aehrchenanlage war ein von Vorblatt 2 nach rückwärts hin liegender Höcker vorhanden, der also in seiner Stellung dem Blatte 4 entsprechen würde, dessen Mediane nicht, wie dies im Čelakovsky-Diagramm angenommen ist, über Ax fällt, sondern zwischen 2 und Ax, aber der Axe genähert; sie fällt, wie dies im Döll'schen Diagramm angenommen ist, mit der des einen inneren Perigonblattes zusammen, wenigstens bei dem einen, genauer daraufhin untersuchten jugendlichen Aehrchen.

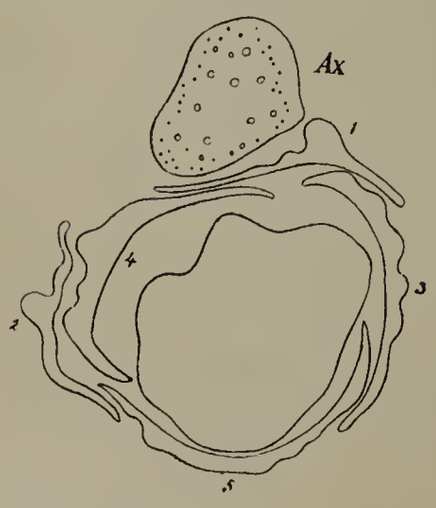


Fig. 3. Querschnitt durch die Inflorescenzaxe und ein Aehrchen, dessen 5 Hüllschuppen getroffen sind. In der Mitte der Querschnitt der Blüthenaxe.

Die sicherste Auskunft über die Stellung der Hüllblätter des Aehrchens gewähren Mikrotomschnitte, welche die Anordnung ungeändert wiedergeben. Ein solcher Schnitt ist in Fig. 3 abgebildet. Das rudimentäre Deckblatt ist nicht getroffen. Es treten hervor, zunächst die Vorblätter 1 und 2, von denen 1 viel weiter nach hinten greift als 2, Blatt 5, von 2 gedeckt, liegt seitlich und greift über 4 über, das seinerseits 4 deckt. Dieses aber liegt, entgegen der Annahme von Döll, Čelakosky und Schumann, nicht median nach hinten, sondern schräg seitlich, auch deckt

es nicht Blatt 5 wie Čelakovsky angibt, sondern wird von demselben gedeckt, wie Döll in seinem Diagramm richtig annahm. Dass Variationen vorkommen können, will ich nicht in Abrede stellen, aber der abgebildete Querschnitt gibt die in dem betreffenden Fall vorhandenen Stellungsverhältnisse genau und ohne alle Deutung wieder. An ihrer Basis sind die Hüllblätter fleischig verdickt; vielleicht hat das die Bedeutung, dass ihr turgescirendes Gewebe die reifen Aehrchen herausdrückt. Die letzteren lösten sich bei meinem Alkoholmaterial auch schon vor dem Aufblühen leicht ab.

Die Untersuchung der Blüthen ergab eine vollständige Bestätigung der auf Grund theoretischer Erwägungen aufgestellten Anschauung Čelakovsky's. Es liess sich nämlich in allen untersuchten Fällen gegenüber der langbegrannten Deckspelze ein deutliches Rudiment der Aehrchenachsenspitze nachweisen, das auf älteren Entwickelungsstadien undeutlicher wird, und desshalb wohl Schumann entgangen ist. Es ist in den Figuren 2, 3, 4, 6, 7, 8 auf Tafel II mit Ax bezeichnet, es liegt, wie dies ja zu erwarten ist, der Deckspelze gegenüber und liegt also am ganzen Blüthenspross schief nach vorne. An der Blüthenachse selbst erscheinen (ungleichzeitig) zuerst die beiden nach aussen gekehrten Perigonblätter. Das von Čelakovsky supponirte hintere über die Deckspelze fallende Perigonblatt, welches bisher, ebensowenig wie das Axenende beobachtet worden war, ist gleichfalls vorhanden, was, wie unten hervorzuheben sein wird, für die Auffassung der Blüthenstructur von erheblicher Bedeutung ist. Es gelangt aber über das Stadium der Anlegung nicht hinaus und ist auf dem Querschnitt durch eine erwachsene Blüthe (Fig. 4) nicht mehr wahrnehmbar. An allen jugendlichen Blüthen konnte ich mich von seinem Vorhandensein zweifellos überzeugen; auf Fig. 2 und 7 Tafel II ist es mit p_3 bezeichnet. Alternirend mit den drei ersten Perigonblättern treten dann — wie es scheint simultan — die drei innern auf. Auf Figur 9 Tafel II ist p_3 zwar bei genauer Betrachtung noch wahrnehmbar, aber durch die inneren Perigonblätter verdeckt. Die Anlegung der sechs Staubblätter und der drei Fruchtblätter erfolgt wie bei andern trimeren Monokotylenblüthen. Erwähnens-

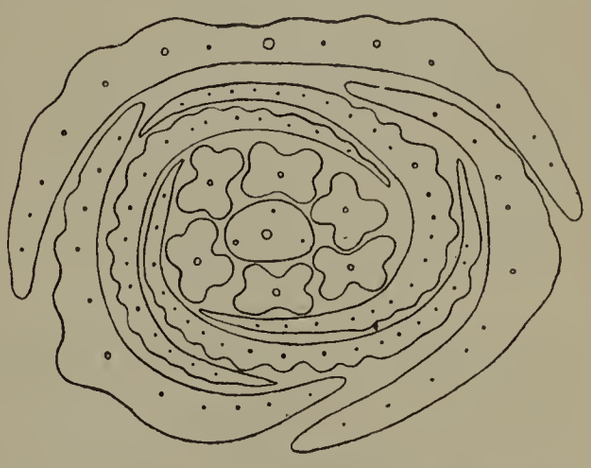


Fig. 4. Querschnitt durch die Blüthe von Streptochaeta. Die Deckspelze ist nach oben gekehrt.

werth ist nur, dass das der Deckspelze zugekehrte Fruchtblatt in der Entwickelung des oberen Theiles den beiden anderen vorauseilt.

Die mitgetheilten entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen dürften genügen, um den morphologischen Aufbau der Streptochaetablüthensprosse festzustellen. Es fragt sich nun, was daraus sich für Folgerungen für die übrigen Gräser ergeben. Ehe indess auf diese Frage eingegangen wird, möchte ich noch kurz ein anderes südamerikanisches Gras besprechen.

II. Pariana.

Bei meinen Wanderungen in Brittisch Guiana sammelte ich vor fünf Jahren auch einige blühende Exemplare einer Pariana-Art; leider bot das Material, da nur ganz entwickelte Inflorescenzen vorhanden waren, zu entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen keine Gelegenheit. Indess dürften auch über den Bau der fertigen Aehrchen dieses merkwürdigen Grases einige Angaben nicht überflüssig sein. Bekanntlich sind die Blüthen monöcisch, und zwar so vertheilt, dass eine Anzahl männlicher Aehrchen (meist 5 [vgl. Textfigur 5]) um das weibliche herumstehen. Die ersteren bilden, namentlich mit ihren abgeflachten Stielen ein Involucrum um das tieferstehende weibliche Aehrchen. Im untersten Theil der Inflorescenz war am ersten Knoten nur ein männliches Aehrchen, darauf folgte ein Knoten mit zwei, ebenfalls männlichen Aehrchen, dann begannen die Gruppen von männlichen und weiblichen.

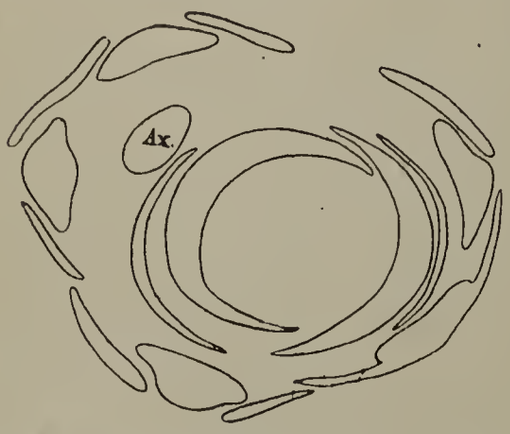


Fig. 5. Querschnitt durch einen Aehrchenkomplex von Pariana sp. Ax Inflorescenzaxe. Aussen 5 männliche Aehrchen (deren Stiele und glumae getroffen sind), innen ein weibliches, von dem nur die Spelzenquerschnitte sichtbar sind.

Die männlichen Aehrchen haben zwei lateral gestellte Glumae, wie dies bei den Hordeaceen ja allgemein der Fall ist; bei den untersten männlichen Aehrchen sind dieselben nicht selten theilweise verkümmert, bei den um das weibliche Aehrchen ein Involucrum bildenden können die einander genäherten Glumae zweier benachbarter Aehrchen mit einander verwachsen. Sie spielen als Schutzorgane der Aehrchen hier jedenfalls nur eine untergeordnete Rolle gegenüber den dicken Paleae.

Was den Bau der Blüthen selbst anbelangt, so ist vor Allem das Perigon bemerkenswerth. Es wird von **3** wohl entwickelten

Lodiculae gebildet. Das median nach hinten stehende derselben ist am wenigsten ausgebildet; ihm fehlen auch die in den beiden vorderen vorhandenen Gefässbündel. Bei den meisten anderen Gräsern ist die nach hinten stehende Lodicula bekanntlich verkümmert. Hier wird dieselbe ebenso wie das eine äussere Perigonblatt bei Streptochaeta noch in rudimentärem Zustand angetroffen.

Die Anordnung der Staubblätter in dem polyandrischen Andröceum kann nur durch die Entwickelungsgeschichte ermittelt werden. Die Zahl der Staubblätter ist eine variable, zuweilen ein Vielfaches von drei, in anderen Fällen nicht. In Fig. 6 sind z. B. 12 Staubblätter vorhanden, die man in vier 3zählige Kreise sich angeordnet denken kann, wobei aber kleine Verschiebungen angenommen werden müssten. Noch beträchtlicher müssten diese bei dem in Fig. 7 abgebildeten Falle sein, der einen

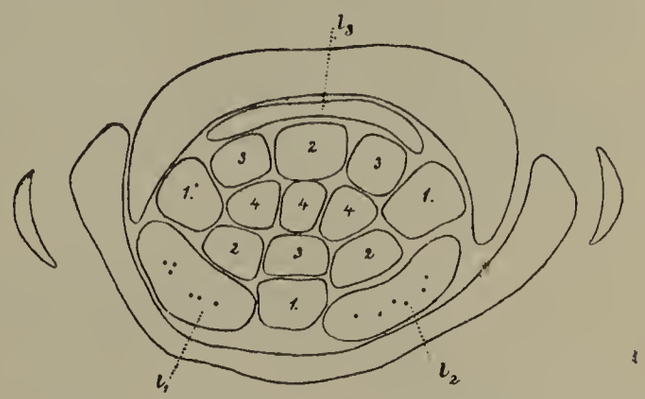


Fig. 6. Pariana sp. Querschnitt eines männlichen Aehrchens. l_1 l_2 l_3 die Lodiculae.

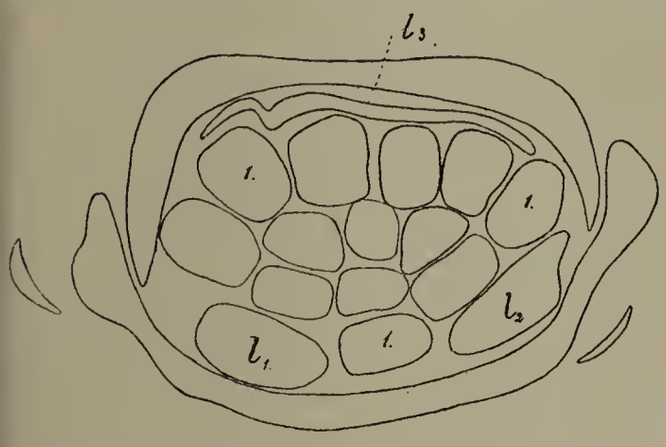


Fig. 7. Pariana sp. Querschnitt durch ein männliches Aehrchen. l_1, l_2, l_3 Lodiculae.

Fig. 8. Pariana sp. Querschnitt tiefer als in Fig. 5. In der weiblichen Blüthe die verkümmerten Staubblätter sichtbar.

Aehrchenquerschnitt wiedergibt, der 13 Staubblätter aufweist. Immerhin ist es mir wahrscheinlich, dass hier nur eine Modification (vielleicht verbunden mit Spaltungen) der dreizähligen Staubblattanordnung vorliegt, und zwar desshalb, weil in der weiblichen Blüthe sechs Staubblattrudimente auftreten (Fig. 8), von denen wir wohl unbedenklich annehmen dürfen, dass sie den 2×3 Staubblättern entsprechen, wie sie bei nicht wenigen Gräsern vorkommen.

An dem Querschnitt des weiblichen Aehrchens fällt zunächst die Stellung der Glumae zu den Paleae auf. Beide sind, wie Fig. 8 zeigt,

anders zu einander orientirt, als in den männlichen Aehrchen. Die Medianebenen der Glumae und Paleae fallen beinahe zusammen, während sie bei den männlichen Blüthen gekreuzt sind. Die beiden vorderen Lodiculae der weiblichen Blüthe sind besonders massig ausgebildet und mit Gefässbündeln versehen, der hinteren Lodicula fehlen sie auch hier; dass sechs Staubblattrudimente in der weiblichen Blüthe vorhanden sind, wurde oben schon erwähnt.

Aus den angeführten Thatsachen geht nun zunächst für Streptochaeta hervor, dass die Blüthe ein Perigon besitzt, welches dem der typischen Monokothylenblüthe entspricht, und bei Pariana fanden wir von dem dreizähligen Perigon wenigstens zwei Blätter noch mit Gefässbündeln versehen. Die vollständige Ausbildung des Perigons bei Streptochaeta steht zweifellos damit im Zusammenhang, dass hier nur die Deckspelze, nicht aber auch die Vorspelze, wie dies sonst der Fall ist, eine Hülle um die Blüthe bilden; dadurch fällt auch der Grund zur Ausbildung der Lodiculae als Schwellkörper weg. Das Fehlen des hinteren äusseren Perigonblattes aber wird dadurch biologisch leicht verständlich, dass dasselbe der Deckspelze gegenüber fällt, und somit als Schutzorgan der Blüthe überflüssig wird, ganz wie die hintere Gluma der Loliumährchen verkümmert, im Zusammenhang damit, dass die vordere Gluma stark entwickelt ist und die Aehrchen einer Aushöhlung der Aehrchenachse eingesenkt sind.

Fig. 9. Querschnitt durch denselben Aehrchencomplex von Pariana sp. wie der in Fig. 8 abgebildete, aber tiefer geführt. Die (hier nur noch in 3zahl vorhandenen) Axen der männlichen Aehrchen sind stark abgeflacht und bilden das Involucrum J, in der weiblichen Blüthe 3 Ladiculae, von denen die beiden äusseren dick und mit Gefässbündeln versehen sind.

Druckverhältnisse, die man in derartigen Fällen oft angenommen, aber nie exact nachgewiesen hat, spielen dabei sicher eine ganz untergeordnete Rolle. Ebenso kann es nach den für Streptochaeta

etzt vorliegenden Thatsachen nicht zweifelhaft sein, dass Hackel's von mir auch früher schon für unrichtig gehaltene) Auffassung der Lodiculae nicht haltbar ist. Nach dieser sollten die vorderen Lodiculae die gewöhnlichen Grasblüthen Hälften eines Blattes sein, das bisweilen (Melica) auch ungetheilt bleiben kann; das hintere Schüppchen wäre dann ein drittes Vorblatt[1]). Das Verhalten von Streptochaeta und der Vergleich derselben mit den übrigen Monokotylen zeigt deutlich, dass die Lodiculae in der That selbständige Blattbildungen sind, und dass das dreizählige Perigon von Pariana (und ebenso andern Gräsern), dem innern dreizähligen Perigon von Streptochaeta entspricht. Was aber ist aus dem äusseren Perigon geworden?

Čelakovsky nimmt an, die Vorspelze (palea superior) der gewöhnlichen Grasblüthen sei ein Doppelblatt, verwachsen aus den

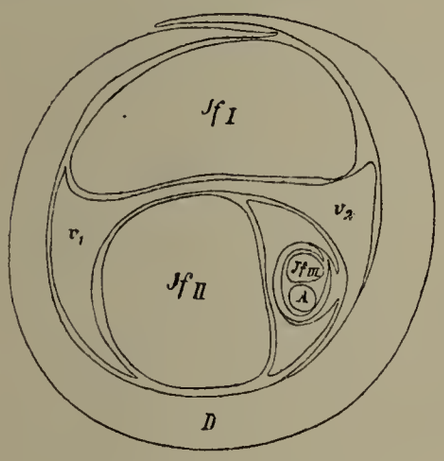


Fig. 10. Euchlaena mexicana. Querschnitt durch die Basis einer Inflorescenz Jf I. D Deckblatt der Inflorescenz Jf II, v_1, v_2 deren verwachsene Vorblätter, in der Achsel von v_2 die Inflorescenz Jf III, A Aehrchenaxe.

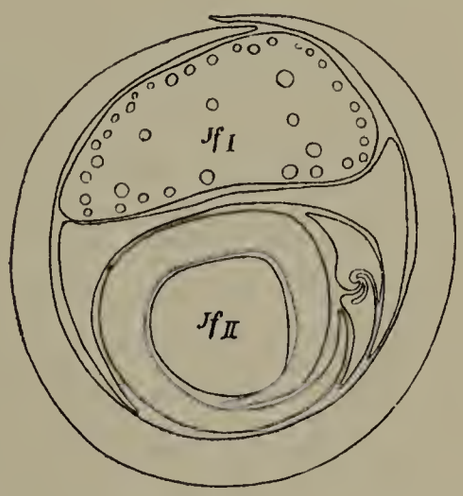


Fig. 11. Euchlaena mexicana. Querschnitt an der Basis einer Inflorescenz Jf I. Der Schnitt ist höher geführt als der in Fig. 10 abgebildete.

beiden vorderen Perigonblättern bei Streptochaeta, während das hintere bei Streptochaeta noch nachweisbare ganz verschwunden wäre. Diese Hypothese lässt ohne Zweifel die Blüthenstructur der Gräser in einer einheitlicheren Auffassung erscheinen, nur fehlt ihr bis jetzt die entwickelungsgeschichtliche Basis, der Nachweis, dass bei irgend einem Grase die Vorspelze noch wirklich als Doppelblatt angelegt wird. Da wir also zunächst auf Analogiegründe angewiesen sind, so mag ein solcher hier noch angeführt werden.

Vor Jahren untersuchte ich in Java die Inflororescenzentwickelung von Euchlaena mexicana (Reana luxurians), die bekanntlich in

1) Hackel, Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser, Engler's Jahrb. I, 336.

den Tropen vielfach als Futtergras angebaut wird. Auf die Einzelnheiten des morphologischen Aufbaues der Inflorescenzen soll hier nicht näher eingegangen werden. Erwähnt sei nur eine Thatsache betreffs der Stellung der axillaren Inflorescenzen.

An der Basis jeder Inflorescenz entspringt hier eine Seiteninflorescenz. Fig. 10 zeigt z. B. den Querschnitt durch die Basis einer Seiteninflorescenz Jf_I. D ist das Deckblatt der nächst höheren Inflorescenz, Jf_{II}. Diese producirt zunächst ein zweikieliges „adossirtes“ Vorblatt v_1 v_2, in dessen Achsel die Inflorescenz Jf_{III} steht, deren unterstes Aehrchen A getroffen ist. Jf_{III} aber steht nicht, wie zu erwarten wäre, in der Mitte der Vorblattachsel[1]), sondern seitlich von derselben. Ein höher geführter Schnitt zeigt, dass das Vorblatt von Jf_{III} in zwei freie Spitzen ausläuft; es ist tief ausgerandet. Nimmt man nun an, dass das Vorblatt aus zwei Blättern verwachsen ist, von denen nur das eine einen Achselspross hervorbringt, so erklärt sich die Stellung des letzteren ohne Weiteres, und die Gestaltung dieses Vorblatts würde ein Analogon für Čelakovsky's Deutung der oberen Palea darstellen. Die Zusammensetzung des Vorblattes aus zwei Blättern wird um so wahrscheinlicher, als sich auch in der Achsel des anderen Vorblattes, wie ich aus meinen Notizen ersehe, ein rudimentärer Achselspross zuweilen nachweisen lässt. Es sei dabei daran erinnert, dass auch bei Cyperaceen zwei Vorblätter bekannt sind, die, unabhängig von einander entstehend, später mit einander verwachsen und je einen Achselspross hervorbringen können. So bei Scirpodendron, Mapania u. a. (Vgl. Goebel, Ueber den Bau der Aehrchen und Blüthen einiger javanischer Cyperaceen, Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII p. 120 ff.).

Es wäre zu wünschen, dass Formen wie Triachyrum, Diachyrium, Anomochloa, Luziola u. a. einer entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung unterworfen werden könnten. Dieselbe dürfte wohl weitere Anhaltspunkte für die so viel umstrittene morphologische Deutung der Grasblüte bringen. Da die ausländischen Formen der Untersuchung meist schwer zugänglich sind, glaubte ich auch das vorliegende Bruchstück nicht unveröffentlicht lassen zu sollen.

---

1) Jf_{II} — der erste Seitenspross — dagegen steht in der Mitte des Deckblattes, das hier kein Vorblatt ist.

Figurenerklärung zu Tafel II.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Streptochaeta brasiliensis.

Fig. 1. Junge Inflorescenz, 1a dieselbe um 180° gedreht, K Seitenknospe, die zu einer Inflorescenz höherer Ordnung geworden wäre. Fig. 2. Junge Blüthe von oben, D Deckblatt, Ax Ende der Aehrchenachse. p_1, p_2, p_3 Perigonblätter des äusseren, p_{II} Perigonblätter des inneren Kreises. Fig. 3. Aeltere Inflorescens von der Seite mit 6 Aehrchen (2 und 5 liegen unten und sind daher nicht sichtbar, v Vorblätter. Fig. 4. Aehrchen von vorne, D Deckblätter. Fig. 5. Dasselbe Aehrchen von hinten, Fig. 6 von der Seite. Fig. 7. Blüthe, entsprechend der in Fig. 2 abgebildeten von oben. Fig. 8. Scheitelansicht einer älteren Blüthe (p_3 verkümmerndes Perigonblatt). Fig. 9. Noch ältere Blüthe, bei der das Androecium und Gynaeceum schon angelegt ist, von oben.

Die Desmidieenflora des Tapakoomasees.

Von

M. Raciborski.

Hierzu Tafel III und IV.

Prof. Dr. Goebel machte mich aufmerksam auf die zahlreichen Desmidieen, die in den grossen Schläuchen der Utricularia purpurea, aus dem Tapakoomasee in Britisch Guiana, die er vor mehreren Jahren gesammelt hat, vorkommen. Der See stellt ein florareiches Wasserbecken dar, in welchem Nymphaeaarten, Brasenia purpurea, Mayaca fluviatilis und mehrere ‚Utricularia‘species vorkommen. Die Schläuche der Utricularia purpurea sind vielfach erfüllt von zahlreichen Desmidieen, besonders von den fadenbildenden, wie Gymnozyga Brébissonii var. gracilescens, G. longicollis, Haplozyga armata, Sphaerozosma Goebelii, pulchrum und anderen. Die Desmidieenvegetation dieser Utricularia schläuche zeichnet sich durch die grosse Ueppigkeit und Formenreichtum aus. Die in den Utricularia schläuchen lebenden Desmidieen theilen sich lebhaft, die fadenbildenden wachsen zu sehr langen gewundenen Fäden und zeichnen sich immer durch eine dicke Gallerthülle aus. Die Zelltheilungen sind an ihnen sehr häufig zu finden, spärlicher die Bildung der Zygoten. Da aus Britisch Guiana bis jetzt nur einige wenige Desmidieen notirt sind, so habe ich mich entschlossen ein Verzeichniss der in den Blasen und zwischen den Blättern der genannten Utricularia gefundenen Arten zu veröffentlichen. Herrn Prof. Dr. Goebel spreche ich meinen verbindlichen Dank für die Uebergabe seines Materials aus.

Hyalotheca dissiliens (Smith) Bréb. Die Zellen sind 17—18 μ lang, ihre grösste Breite ist 27—28, die Breite der Zellen in der Mitte und am Scheitel 26 μ, die Gallertscheide über 90 μ dick. An jeder Zellhälfte sind sechs transversale Reihen deutlicher Punkte sichtbar. Von der Scheitelseite gesehen immer kreisförmig mit zwei niedrigen gegenüberstehenden Anschwellungen (var. bidentula Nordstedt).

Hyalotheca mucosa (Mert.) Ehrb. Die Breite der Zellen 20 μ, die Länge 22—26 μ. Die Gallertscheide sehr dünn.

Hyalotheca neglecta nov. sp. **Fig. 2 und 3.** Die Zellen sind cylindrisch, oder fast cylindrisch, 28—42 μ lang, 12—14 μ dick und breit. In der Mitte entweder gar nicht eingeschnürt oder angeschwollen (forma α), oder kaum merklich angeschwollen (forma β) oder kaum merklich eingeschnürt (forma γ). Jede Zellhälfte stark punktirt, die Punkte zu 6—8 transversalen Reihen geordnet. Von der Scheitelseite gesehen kreisrund. Die Zellreihen in eine dicke Gallerthülle eingeschlossen, manchmal trennen sich die Zellen innerhalb der Gallertscheide von einander ab.

Diese sehr einfach gebaute Art erinnert etwas an H. undulata Nordstedt, andererseits aber bildet sie einen Uebergang zu Gonato-

zygon. An der Membran sitzen in der Gallerthülle eingeschlossen sehr häufig kleine Sporangien, die dem Harpochytrium Hyalothecae Lagerh. ähnlich sind.

Hyalotheca elegans nov. sp. **Fig. I.** Die Zellen in der Mitte deutlich ausgerandet, die Zellhälfte an der Basis angeschwollen, gegen den Scheitel verjüngt. Die Länge der Zellen 35—38 μ, die Breite in der Mitte 26 μ, die der basalen Anschwellung 28—31 μ, die Scheitelbreite 18—20 μ. Von der Scheitelseite gesehen rundlich, elliptisch mit zwei gegenüberstehenden Anschwellungen. Die Membran mit mehreren transversalen Reihen kleiner Punkte bedeckt. Die Gallertscheide mächtig entwickelt. Erinnert stark an Hyalotheca indica Turner, ist aber bedeutend grösser, bildet andererseits ein Mittelglied zwischen den Gattungen Hyalotheca und Didymoprium.

Desmidium (Didymoprium) cylindricum Grev. Es kommen neben einander zwei Varietäten vor, die fast nur durch ihre Grösse zu unterscheiden sind, zwischen welchen jedoch in unserem Materiale die Zwischenformen vollständig fehlen, so dass wir berechtigt sind anzunehmen, die beiden stellen beständige Formen dar. Die kleinere dieser Formen nenne ich var. elegans **(Fig. 9)**: Sie ist 16—18 μ lang, die Zellen sind an der mittleren Anschwellung bis 32 μ breit, am Istmus bis 30, am Scheitel bis 24 μ breit. Die Zygosporen sind kuglig, glatt, 25 μ dick. Die Fäden sind immer von dicker Gallerthülle umschlossen. Die Scheitelansicht der Zelle ist breitelliptisch mit zwei kleinen Anschwellungen.

Die andere Varietät **Fig. 10** ist viel grösser; sie erinnert sehr an die gewöhnliche Form Europas, die ich var. bidentula genannt habe (Desm. novae p. 4), ist aber etwas breiter, ohne die Dimensionen des Desm. laticeps Nordstedt zu erreichen. Da die letzte Species bis jetzt noch nicht abgebildet ist, so gebe ich hier, vergleichshalber, die Abbildung nach Originalexemplaren Norstedt's. **(Fig. II.)**

Desmidium majus Lagerheim. Die Membran ist stark punktirt. An dem basalen Theile jeder Halbzelle sind die Punkte zu drei transversalen Reihen geordnet, an dem apicalen Theile, also an dem Theile, der nach der Theilung der Zelle als eine Ausstülpung nach innen gebildet wird, sind die feinen Pünktchen zu sehr zahlreichen longitudinalen Reihen geordnet. Die Zellen sind bis 35 μ lang, bis 52 μ breit, in der Mitte bis 38, am Scheitel bis 26 μ breit. Die Gallertscheiden sind sehr dick.

Gymnozyga moniliformis Ehrenb. *var. gracilescens* Nordstedt. Die Zellen sind bis 26 μ lang, bis 12 am Scheitel, bis 16 an der Mittelanschwellung breit. Die Zygoten sind rechteckig mit abgerundeten Enden, häufig aber elliptisch, bis 30 μ lang, bis 20 μ breit.

Zusammen mit dieser Form kommt etwas seltener eine viel grössere Varietät *var. majus* vor. Die Zellen derselben sind 35—38 μ lang, in der Mitte 23—24 μ, am Scheitel bis 18 μ breit. Die ringförmigen Verdickungen an der Basis jeder Halbzelle sind bei dieser Varietät viel mächtiger als bei der kleinen Form.

Gymnozyga longicollis Nordstedt. Die Zellfäden sind in dicke Gallerthüllen eingeschlossen. Die Zellen sind bis 90 μ lang, in der Mitte bis 23 μ, am Scheitel bis 16 μ breit. Die longitudinalen Streifen der Membran sind besonders an der apicalen Hälfte jeder Zellhälfte deutlich.

Haplozyga armata Löfgren et Nordstedt. **Fig. 6.** Ist besonders häufig in Utriculariablasen zu finden. Die Zellfäden sind in eine dicke Gallerthülle eingeschlossen, aus welcher die Stacheln nach aussen nicht hervorragen. An den apicalen Theilen der Zellhälften erscheint die Membran dicht längsgestreift.

Zwischen der gewöhnlichen Form, die mit der Originalabbildung vollständig übereinstimmt, habe ich auch Exemplare angetroffen, deren Stacheln nicht wagrecht abstehen, aber nach aussen divergiren. Eben diese Formen zeigen an der Scheitelansicht insoferne eine Differenz von den normalen, als die Stacheln immer zu zweien genähert erscheinen, so dass jede Halbzelle dreieckig erscheint, mit je zwei Stacheln an den Ecken.

Die Länge der Zellen ist bis 35 μ, die Breite (mit Stacheln) bis 60 μ, Istmus ist 15—18 μ, die Scheitelfläche 13 μ breit.

Onychonema laeve Nordstedt. Die Zellen sind bis 14 μ lang, ohne Stachel bis 22, mit Stacheln bis 30 μ breit. Istmus ist bis 7 μ breit.

Sphaerozosma pulchrum Bailey. Forma pusilla. Die Mitteleinschnürung ist sehr seicht. Die Zellen sind bis 10 μ lang, bis 26 μ breit, bis 14 μ dick. Istmus 23 μ breit.

Sphaerozosma Goebelii nov. sp. **Fig. 5.** Die zu langen, flachen Bändern zusammenhängenden rechteckigen Zellen sind viermal breiter als lang, in der Mitte sehr tief eingeschnürt. Die Zellhälften sind rechteckig, an beiden abgestutzten Ecken mit 4—5 niedrigen Warzen bedeckt, und mit Ausnahme der mittleren longitudinalen Zone punktirt. Die Punkte sind an jedem Zellenarm zu mehreren longitudinalen Reihen angeordnet. Von der Scheitelseite gesehen schmal, rechteckig mit abgerundeten Enden. Die Zellen sind 26—28 μ lang, 100—110 μ breit, 16 μ dick; Istmus ist 15 μ, zusammenhängende Scheitelfläche bis 75 μ breit.

Penium Digitus Bréb. Die Zellen bis 170 μ lang, 50—52 μ dick.

Penium Brebissonii Ralfs. Die Zellen sind bis 85 μ lang, 18 μ breit.

Penium minutum (Ralfs) Cleve. Die Zellen sind bis 11 μ breit, bis 150 μ lang.

Docidium Baculum Bréb. Die Zellen sind an der Anschwellungsstelle bis 15 μ dick, bis 260 μ lang.

Closterium Linea Perty (Cooke Brit. Desm. Tab. 15, Fig. 2). Die Zellen bis 7 μ dick, bis 240 μ lang.

Closterium pronum Bréb. Die Zellen sind 5 μ dick, bis 240 μ lang.

Pleurotaenium (?) breve. **Fig. 4.** Die Zellen sind cylindrisch bis 95 μ lang, an den Enden abgestuzt und mit 5—6 kurzen spitzigen Papillen versehen, die an dem Rande des flachen Scheitels sitzen, bis 16 μ dick, in der Mitte deutlich eingeschnürt, bis 14 μ breit. Die Membran deutlich punktirt, farblos. Da ich nur chlorophyllose Exemplare

gesehen habe, so bleibt mir die Gattungszugehörigkeit unserer Species zweifelhaft. Sehr nahe verwandt scheint Triptoceras abbreviatum Turner zu sein.

Cosmarium guianense. **Fig. 4.** Die Halbzellen sind dreieckig, mit abgerundeten basalen Ecken und breit abgerundetem Scheitel. Die basalen Ecken mit mehreren spitzen Warzen bedeckt. Unter dem Scheitel an jeder Frontalseite eine Reihe von etwa zehn ebensolchen Warzen. Sonst ist die Membran deutlich punktirt, hyalin oder gelblich, die Punkte an der Mitte der Frontalansicht sind die stärksten. Von der Scheitelseite gesehen elliptisch, von der Lateralseite fast kreisförmig. Die Länge der Zellen bis 80 μ, die Breite bis 64 μ, die Dicke bis 34 μ, Istmus bis 18 μ breit.

Cosmarium Onychonema. **Fig. 12.** Die Zellen sind klein, tief eingeschnürt, niedergedrückt kreisförmig. Die sehr flachen Halbzellen haben an jeder Frontalseite eine dickwandige Warze, die excentrisch gelegt ist, und zwar an einer Frontalseite rechts, an der anderen links von der Mitte. Die Membran ist an den Ecken der Halbzellen und unterhalb des flachen Scheitels rauh punktirt, sonst glatt. Von der Lateralseite gesehen sind die Halbzellen kreisförmig mit je einer Papille in der Mitte, von der Scheitelseite gesehen flach elliptisch, an jeder Seite mit einer excentrisch gestellten Papille. Die Zellen sind 18 μ lang, 22 μ breit, 10 μ dick, Isthmus ist 6 μ breit.

Cosmarium Palangula Bréb. Die Zellen bis 27 μ lang, bis 15 μ breit.

Cosmarium subglobosum Nordstedt. Die Zellen sind bis 34 μ lang, bis 24 μ breit und dick.

Cosmarium reniforme Ralfs β. *compressum* Nordstedt. Die Zellen sind bis 40 μ lang und breit, bis 24 μ dick. Isthmus bis 13 μ breit.

Euastrum Glaziovrii Boergesen var. gujanense. **Fig. 19.** Von der brasilianischen Form nur durch etwas tieferen Einschnitt der Basalloben verschieden. Die Länge der Zellen bis 42 μ, die Breite bis 23 μ, die Dicke 20 μ, Isthmusbreite 5 μ.

Euastrum spinosum Ralfs. Forma. **Fig. 18.** Die Länge der Zellen 26 μ, die Breite 16 μ, die Dicke 12 μ, die Isthmusbreite 3 μ.

Arthrodesmus Incus Ralfs. Forma vulgaris (cfr. Eichler et Raciborski Fig. 22).

Arthrodesmus triangularis Lagerheim. Eine kleine Form. Die Zellen sind (ohne Stachel) 10 μ lang und breit, mit den Stacheln bis 26 μ breit.

Arthrodesmus hexagonus Archer *var. tumida* **Fig. 13.** In der Mitte der Frontalseite jeder Halbzelle eine spitze Papille. Die Zellen sind (ohne Stachel) bis 12 μ lang, bis 13 μ breit, mit Stacheln bis 20 μ breit, bis 9 μ dick.

Xanthidium Smithii Archer β. *variabile* Nordstedt. Forma. **Fig. 8.** Die hier abgebildete Form, welche so sehr dem Euastrum ähnlich ist, rechne ich doch zu der Nordstedt'schen Subspecies, die sehr veränderlich zu sein scheint. Der ganz schmale Isthmuseinschnitt, wie die Beschaffenheit der Scheitelecken, die mit nur je einer Warze besetzt sind, unterscheiden sie von den neuseelandischen Formen. Die Zellen sind bis 25 μ lang, bis 23 μ breit, bis

15 μ dick. Die Isthmusbreite ist bis 6 μ, die Scheitelbreite bis 13 μ weit.

Staurastrum jaculiferum West. Die Zellen sind (ohne Stacheln) bis 20 μ lang, bis 18 μ breit, die Stacheln sind bis 18 μ lang.

Staurastrum protractum. **Fig. 14.** Die Zellen von der Scheitelseite gesehen sind drei, vier oder fünfeckig, mit flach concaven Seiten, dünn auszogenen, lanzettlichen Ecken. Von der Vorderseite gesehen in der Mitte tief eingeschnürt, die Einbuchtung abgerundet, die Seiten gerade, die Scheitellinie concav. Die Ecken lang ausgezogen, lanzettlich, spitz, divergirend. Die Membran ganz glatt, gleichmässig (auch an den ausgezogenen Ecken) sehr dünn, farblos. Die Zellen sind bis 45 μ lang und breit, in der Mitte nur 18 μ lang, 10 μ breit.

Staurastrum tetracerum Ralfs.

Staurastrum paradoxum Bréb.

Staurastrum Wandae Rac. Forma pentagona, hexagona, heptagona. Die gujanischen Formen sind verhältnissmässig etwas breiter als die polnischen. Die Zellen sind 22—35 μ lang, ohne Stachel 25—34 μ breit, die Isthmusbreite bis 14 μ, die Stacheln bis 10 μ lang.

Staurastrum brachiatum var. longipedum. **Fig. 20.** Von der Scheitelseite gesehen viereckig, mit sehr langen, dünnen, glatten, cylindrischen, an der Spitze mit drei Zähnchen versehenen Armen. Die Arme der beiden Zellhälften fallen meistens über einander, in vielen Zellen jedoch zwischen einander. Von der Vorderseite erinnert an St. paradoxum, doch ist die Membran der Zellen und der Arme ganz glatt wie bei St. brachiatum, welches viel kürzere Arme besitzt. Die Zellen sind (ohne Arme) bis 17 μ lang, die Isthmusbreite bis 11 μ. Die Arme sind bis 24 μ lang.

Staurastrum Kozlowskii Rac. Die Zellen bis 84 μ lang, bis 44 μ breit. Die Isthmusbreite bis 15 μ weit. Durch den tieferen Mitteleinschnitt von der argentinischen Form verschieden.

Micrasterias rotata (Grev.) Ralfs. *var. papillifera.* **Fig. 17.** Die Zellen erinnern ganz an die gewöhnliche Form des Micr. rotata (Ralfs Tab. VIII Fig. 16), doch ist die Membran nicht glatt, aber alle tieferen Einbuchtungen so wie M. papillifera mit Reihen niedriger Warzen bedeckt. Die Zelllänge bis 200 μ, Zellenbreite bis 190 μ, Isthmus 25 μ breit. Von Mic. papillifera var. evoluta Nordstedt verschieden durch die schmalen, basalen Lobi jeder Zellhälfte.

Micrasterias expansa Bailey. Die Länge der Zellen bis 62 μ, die Breite bis 56 μ, Isthmus 12 μ, Scheitel bis 31 μ breit.

Micrasterias tropica Nordstedt var. gujanense. **Fig. 15.** An der Basis jeder Zellhälfte zwei grosse Stacheln an der Vorderseite, unterhalb des Scheitels zwei Reihen von niedrigen abgestutzten Papillen. Die Länge der Zelle 94 μ, die Breite 73 μ, Isthmusbreite 17 μ, Scheitelbreite 35 μ.

Micrasterias euastroides Joshua *var. producta.* **Fig. 16** Von der Originalabbildung (Linn. Soc. Journal. Bot. Vol. XXI. Taf. 22 Fig. 14) verschieden durch die länger ausgezogenen Scheitelhörner. Von M. tropica Nordst. durch die eingeschnittene Basalloben. Die Zellen-

länge 70 μ, die Breite 55 μ, die Dicke 22 μ, Isthmusbreite 13 μ, Scheitelbreite 32 μ.

Micrasterias Mahabuleshwarensis Hobson. Forma. **Fig. 7.** Von der Varietät excelsior Wallich (Ben. Desm. Tab. XIII Fig. 10) durch die weniger tief eingeschnittenen basalen Lobi verschieden. Die Zelllänge 90 μ, die Breite 65 μ, die Dicke 31 μ, die Isthmusbreite 17 μ.

Erklärung der Tafeln.

Fig. 1 Hyalotheca elegans; Fig. 2, 3 Hyalotheca neglecta; Fig 4 Pleurotaenium breve; Fig. 4 a, c Cosmarium gujanense; Fig. 5 Sphaerozosma Goebelii; Fig. 6 Haplozyga armata; Fig. 7 Micrasterias Mahabuleshwarensis f.; Fig. 8 Xanthidium Smithii f.; Fig 9 Desmidium cylindricum f. elegans; Fig. 10 Desm. cylindricum f. media; Fig. 11 Desm. laticeps; Fig. 12 Cosmarium Onychonema; Fig. 13 Arthrodesmus hexagonus var. tumida; Fig. 14 Staurastrum protractum; Fig. 15 Micrasterias tropica var.; Fig. 16 Micrasterias euastroides f.; Fig. 17 Mircast. rotata f.; Fig. 18 Euastrum spinosum f.; Fig. 19 Euastrum Glaziovrii var.; Fig. 20 Staurastrum brachiatum var. longipedum.

Ueber die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen.

Entgegnung auf Grund älterer und neuer Beobachtungen

von

F. Noll.

Mit Abbildungen im Text.

Vor kurzer Zeit sind zwei Abhandlungen erschienen, welche sich mit der Mechanik der Krümmungsbewegungen und zwar solcher Krümmungen beschäftigen, welche durch ungleichseitiges Wachsthum verursacht, kurz als Wuchskrümmungen bezeichnet werden können. Ein ziemlich umfangreiches Buch von Kohl[1]) ist ausschliesslich diesem Gegenstande gewidmet, während Pfeffer in seiner gründlichen Abhandlung über „Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen“[2]) mehr beiläufig, immerhin aber ziemlich eingehend kritisch diese Frage behandelt.

In beiden Abhandlungen ist wiederholt Bezug genommen auf meinen Aufsatz: „Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen“[3]); die dabei zu Tage tretenden oft sehr wesentlichen Meinungsverschiedenheiten veranlassen mich, in dieser Frage auch meinerseits noch einmal das Wort zu nehmen. An die Richtigstellung blosser literarischer Missverständnisse wird sich nothwendig eine Discussion der verschiedenen Anschauungen anschliessen, zu welchen die gleichnamigen Studien die verschiedenen Beobachter geführt haben. Dass ich dabei in der Lage bin, einige neue Beobachtungen und Versuche mitzutheilen, wird dem Leser vielleicht von Interesse sein, gleich von vorn herein zu erfahren.

Wenn ich mich zunächst der später erschienenen Kohl'schen Schrift zuwende, so mag das kurz durch den Hinweis gerechtfertigt erscheinen, dass Kohl zu einer grundsätzlich abweichenden Auffassung sich bekennt und desshalb die Auslegung fast aller Versuche, die von anderen Forschern und mir vorlagen, beanstandet, bezw. zu Gunsten seiner Anschauung anders deutet.

Um dem in dieser Frage weniger orientirten Leser das Nachschlagen der Originalabhandlungen zu ersparen und ihm doch einiger-

1) Die Mechanik der Reizkrümmungen. Mit 19 Fig. im Text und 6 Tafeln. 8°. 94 Seiten. Marburg 1894.

2) Abhandlungen der math.-phys. Classe der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. XX. Bd. No. III. Mit 14 Holzschnitten. Leipzig 1893.

3) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg Bd. III p. 496 ff.

maassen eine Vorstellung zu geben, um was es sich hier handelt, sollen die wesentlichsten Differenzpunkte vorerst in einem kurzen Rückblick einander gegenüber gestellt werden. Kohl versucht in seinem genannten Buche die Krümmungserscheinungen zurückzuführen auf eine aktive Verkürzung der Concavseite und eine dadurch bedingte passive Ausdehnung der Convexseite. Die Verkürzung der Concavseite soll die Folge eines örtlich und einseitig gesteigerten Turgordruckes sein, welcher die Zellen der Concavseite aber nicht verlängern, sondern durch vorwiegende Dehnung in ihrer Querrichtung verkürzen soll. Kohl stellt damit eine Anschauung auf, die vor ihm meines Wissens noch kein Botaniker ernsthaft in Erwägung gezogen hat.

Wenn wir von älteren Vermuthungen und Untersuchungen absehen, so waren durch die bekannten Arbeiten von Sachs über Geotropismus und Heliotropismus die Krümmungen auf das verschiedene Wachsthum der antagonistischen Flanken zurückgeführt worden. Nachdem man durch Sachs' sorgfältige Messungen wusste, dass das Wachsthum oder allgemeiner aufgefasst die Verlängerung auf der convex werdenden Flanke gefördert, die auf der concav werdenden Seite dagegen in ihrem normalen Verlauf gehemmt wird, trat naturgemäss die Aufgabe in den Vordergrund, nach denjenigen Factoren zu suchen, welche die verschiedenartige Verlängerung unmittelbar bedingen. Bei dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse, bei unsrer völligen Unwissenheit und Unerfahrenheit bezüglich der eigentlichen Lebensgetriebe im Protoplasma konnten die nächstfolgenden experimentellen Forschungen nur auf die physikalischen Veränderungen gerichtet sein, die als wahrnehmbare Folgen jener unbekannten Reizvorgänge die Zuwachsgrösse unmittelbar beeinflussen. Es ist klar, dass jene Veränderungen die Zellmembran in Mitleidenschaft ziehen müssen, falls sie nach aussen zur Geltung kommen sollen; denn die Membran umgibt als festes, die Grösse und Gestalt der Pflanzenzelle unmittelbar bedingendes Widerlager die mehr oder minder flüssigen Bestandtheile des lebendigen Zellkörpers.

Der erste Schritt, welcher in dieser Richtung gemacht wurde, knüpfte an die Wahrnehmung an, auf welche Sachs besonders hingewiesen hatte, dass nämlich die Turgordehnung der Zellwände für deren Wachsthum von Bedeutung sei, ja als eine Bedingung für deren Wachsthum (durch Intussusception) angesehen werden müsse. De Vries suchte danach die Krümmungen so zu erklären, dass er annahm, die entscheidende Reizwirkung bestehe in der Erhöhung des Turgors

auf der Convexseite. Durch ihn würden die Zellen dieser Seite zunächst weiter ausgedehnt, die Dehnung aber durch Einlagerung neuer Zellhautsubstanz, also durch echtes Wachsthum, bald bis zu gewissem Grade fixirt. Diese Auffassung setzt natürlich mehrzellige Pflanzenorgane voraus; da nun aber einzellige Organe oder die Schläuche von Coeloblasten in ganz ähnlicher Weise wie die mehrzelligen Organe zu Krümmungen befähigt sind, so wurde die Forderung, dass der Krümmungsmechanismus auch für einzellige Organe Geltung haben müsse, bald gegen die de Vries'sche Auffassung betont.

Im Jahre 1887 war es dann Wortmann, welcher, die Berechtigung dieser Forderung unbedingt anerkennend, von einzelligen Organen ausging, um die unmittelbare Krümmungsursache aufzusuchen. Bei einzelligen Organen ist ein ungleicher Turgordruck auf der Flächeneinheit der antagonistischen Seiten von vorneherein ausgeschlossen. Der Anlass zur Krümmung muss hier unmittelbar von einer ungleichseitigen Veränderung in der Membran selbst gegeben sein. Ausgehend von einer Bemerkung Sachs', dass die Zellwand auf der concaven Seite eines heliotropisch gekrümmten Vaucheria- oder Nitella-Schlauches vielleicht stärker entwickelt sei als an der convexen Seite, fand Wortmann in seinen Experimenten mit Sporangienträgern von Phycomyces und anderen einwandigen Organen dieses Verhältniss in der That gegeben. Er suchte im Anschluss an den Befund bei einzelligen Organen weiterhin darzulegen, dass die Krümmung mehrzelliger Organe in der gleichen Weise durch Membranverdickung auf der Concavseite zu Stande komme und brachte dabei den Nachweis, dass die von de Vries vorausgesetzten Turgordifferenzen auch in mehrzelligen Organen sich thatsächlich gar nicht einstellen. Als die unmittelbare Ursache der einseitigen Membranverdickung betrachtete Wortmann aber die einseitige Ansammlung des geotropisch oder heliotropisch die Organe durchwandernden Plasmas und verlieh damit den, schon von Sachs, Ciesielsky und Kohl beobachteten Plasmaanhäufungen an der Concavseite gekrümmter Organe eine erhöhte Wichtigkeit. Auf alle diese Befunde gestützt, stellte sich Wortmann den Vorgang bei der Krümmung folgendermaassen vor: Das positiv oder negativ wandernde Protoplasma sammelt sich einseitig an einer Organflanke an; diese Ansammlung führt dann hier lokal zu einer stärkeren Verdickung der Membran, die stärker verdickte Membran wächst langsamer in die Länge als die dünner bleibenden Zellwände der gegenüberliegenden Flanke und so kommt eine Krümmung zu Stande, die der Richtung des in positivem oder negativem Sinne

wandernden Plasmas entspricht. Damit war sowohl für einzellige wie für mehrzellige Pflanzenglieder eine Krümmungstheorie gegeben, die, auf unzweifelhaften Beobachtungen ruhend und an die Reizbewegungen nackten Protoplasmas anknüpfend, ausserordentlich einleuchtend erschien. So fand sie rasch ihre Anhänger, regte andrerseits aber zu erneuten kritischen Untersuchungen auf diesem Gebiete an.

Schon sehr bald konnte Elfving berichten, dass einseitige Membranverdickungen bei einzelligen Organen regelmässig als Folge jeder, auch der künstlichen, gewaltsamen Krümmung auftreten. Elfving betonte dabei, dass das, was in dem einen Falle als Folge nachgewiesen sei, im anderen nicht ohne Weiters als Ursache betrachtet werden dürfe. Auf die gleichen Wahrnehmungen konnte auch ich hinweisen mit dem Zusatz, dass an völlig gerade gewachsenen Zellschläuchen von Siphoneen die Zellwanddicke zuweilen streckenweise und unsymmetrisch variirt, ohne zu Krümmungen Anlass zu geben. Was weiterhin die Beobachtung Wortmann's betrifft, dass auch an horizontal ausgespannten Stengeln von Phaseolus, die an der Krümmung gehindert waren, die Zellen der Oberseite stark verdickt werden, so zeigte Elfving, dass derartige collenchymartige Verdickungen auch unter ganz anderen Bedingungen lediglich als Folge von mechanischen Zugwirkungen und Zerrungen auftreten. War durch diese Beobachtungen die Membranverdickung als Ursache der einseitigen Wachsthumsverzögerung völlig in Frage gestellt, so konnte bei einer aufmerksamen Ueberlegung und Prüfung der Wortmann'schen Theorie der Umstand nicht übersehen werden, dass sie für die von Sachs besonders betonte Wachsthumsförderung auf der Convexseite keinerlei Anhaltspunkte zur Erklärung bot. Nachdem ich auf diese Lücke in seiner Theorie aufmerksam gemacht hatte, versuchte Wortmann die Wachsthumsförderung der Convexseite so mit seiner Anschauung in Einklang zu bringen, dass er annahm, die Streckung dieser Seite rühre her von dem Ausbleiben weiterer Membranverdickung dort, denn die Membranen müssten, wenn sie nicht immerzu verdickt würden, durch den Turgor in immer beschleunigtem Tempo weitergedehnt werden. Diese Meinung steht jedoch mit den Erfahrungen, die man über Wachsthumsstillstand bei Pflanzen im sauerstoffleeren Raum oder bei niederer Temperatur gemacht hat, jedenfalls aber auch mit den elementaren physikalischen Erfahrungen an elastischen Körpern in Widerspruch: Ein elastisch gedehnter Körper nimmt bei einer bestimmten Zugwirkung eine Form und Ausdehnung an, bei welcher seine elastische Gegenwirkung dem äusseren Zug das Gleichgewicht

hält. Ein Kautschukband, welches durch das Gewicht G auf die Länge L gedehnt wird, braucht dann keineswegs mehr verdickt zu werden, um keine weitere Dehnung zu erfahren; so liegt auch durchaus keine Veranlassung für eine Zellmembran vor, sich zu verlängern, wenn bei erreichter Maximalspannung der Turgor und ihre physikalische Qualität constant bleiben. Qualitätsänderungen der Membran waren aber bei Wortmann ausdrücklich ausgeschlossen. Dass aber bei den erwähnten Wachsthumsunterbrechungen in der Kälte oder im sauerstofffreien Raum der Turgor auf der normalen Höhe bleibt und die Zellwände bei gleichbleibender Querschnittfläche von demselben nicht über ihre Elastizitätsgrenze gedehnt werden, haben eigens angestellte Nachforschungen von Askenasy[1]) und Pfeffer[2]) nachträglich dargethan.

Abweichend von Wortmann führten mich meine eigenen Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass die nächsterkennbare Ursache zu den Krümmungen in einer, vom lebendigen Plasma ausgehenden Veränderung der elastischen Eigenschaften der Zellwände zu suchen sei. Aus drei verschiedenen Untersuchungsmethoden schien mir nämlich in gleicher Weise hervorzugehen, dass die innere elastische Gegenwirkung der Membranen durch jene Lebensthätigkeit verändert wird, derart, dass die Amplitude der Dehnung bei gleichem Turgordruck sich auf der Convexseite vergrössert, auf der Concavseite aber verkleinert, oder wie man es kurz ausdrücken kann: Die Dehnbarkeit der Membranen wird auf der Convexseite erhöht, auf der Concavseite verringert. Dadurch verlängern sich zunächst erstere mehr, letztere weniger als bei normaler geradliniger Streckung. Denn dass die Turgorkraft auf der Convexseite nicht relativ erhöht wird, fand ich nach Wortmann durchaus bestätigt; ich fand in vielen Fällen sogar, besonders bei raschem Verlauf der Krümmung, die osmotische Kraft der Concavseite relativ verstärkt.

Die ungleich veränderte Dehnbarkeit der antagonistischen Membrantheile durch Vergleichung absoluter Maasse zu bestimmen, war keine Aussicht vorhanden und so suchte ich sie relativ durch Beugungsversuche sichtbar zu machen. Die theoretische Grundlage für die letzteren war für mich in der folgenden Erwägung gegeben: Wenn der gleichbleibende Turgor die in ihrer Cohäsion veränderte Membran auf der Convexseite stärker zu dehnen vermag, als bei normalem Wachsthum, so muss eine der Turgordehnung addirte Zugkraft die Dehnung

1) Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1890 p. 61.

2) Studien zur Energetik der Pflanze p. 240. (92.)

entsprechend verstärken. Wenn umgekehrt auf der concaven Seite eine erhöhte innere Gegenwirkung der Membran dem gleichbleibenden Turgor weniger als normal nachgibt, so wird eine der Turgorwirkung addirte Zugkraft bei den Concavmembranen verhältnissmässig weniger ausrichten als auf der Convexseite. Bei einer Beugung des geotropisch gereizten Organs nach der Concavseite zu müsste demnach die Convexseite um die Grösse x noch mehr gedehnt werden; bei der Beugung durch die gleiche Kraft nach der Convexseite hin dürfte die Concavseite nur um den kleineren Werth y verlängert werden. Beim Zutreffen der gemachten Voraussetzung müsste also der Ausschlag der Biegung in der Krümmungsebene nach den antagonistischen Seiten verschieden ausfallen, und zwar der nach der Concavseite (V-Seite) hin grösser als bei dem ungereizten, geraden Organ; dagegen der nach der Convexseite (X-Seite) hin gerichtete kleiner als im ungereizten geraden Organ. Die zahlreich angestellten Versuche zeigten in der That die vermuthete Differenz in ausgesprochener und unzweideutiger Weise. Um mögliche Fehlerquellen thunlichst zu vermeiden, bezw. zu corrigiren, wurden die zu den Versuchen ausgewählten Organe zunächst eine zeitlang unberührt sorgfältig weiter cultivirt; es wurde sodann am gerade gestreckten Organ eine Seite als V-Seite, die gegenüberliegende als X-Seite voráusbestimmt und markirt, und der Ausschlag gemessen, welchen die beiden Seiten bei einem seitlich angreifenden beugenden Zug von Haus aus ergeben. Die eventuelle Differenz ergab also den präexistirenden Unterschied in der Dehnbarkeit, der im inneren, vielleicht nicht ganz symmetrischen Bau und anderen unsymmetrisch vertheilten Widerständen begründet ist. Bei der Beurtheilung der physiologisch veränderten Widerstände musste die präexistirende Differenz natürlich in Anrechnung gebracht werden (vergleiche weiter hinten p. 480). Die Organe (Blüthenschäfte, Keimstengel u. s. w.) wurden danach wagrecht gelegt, mit der X-Seite nach unten, und in dieser Lage durch Korkstücke u. dergl. unterstützt zur Verhütung einer mechanischen Durchbiegung nach unten. Die Gipfelenden, welche vor einer Scala sich befanden, wurden mit dem Ablesefernrohr beobachtet. Sobald die geotropische Aufrichtung sich geltend machte, sobald also mit anderen Worten die physikalischen Bedingungen der Reizbewegung eingetreten waren, wurden die fast noch geraden Organe senkrecht aufgestellt und sofort die Beugungen mit allen dabei angezeigten Vorsichtsmaassregeln vorgenommen. Sie ergaben immer das gleichlautende Resultat: einen deutlich grösseren Ausschlag nach der Concavseite hin (p. 480).

Diese Beugungsversuche sind sowohl von Kohl wie von Pfeffer beanstandet worden. Kohl hält sie für principiell verfehlt, Pfeffer's Einwände betreffen einestheils die theoretische Deutung des Wachsthumsmodus, anderntheils beruhen sie lediglich auf einem blossen Uebersehen einiger meiner Zusätze. Ich wende mich zunächst der Kohl'schen Kritik zu.

Kohl sagt in seinem erwähnten Buche, p. 10: „Noll's Theorie fusst in erster Linie auf seinen Beugungsversuchen mit geotropisch gereizten Stengeln, von deren Exaktheit ich mich, wie ich in Kapitel VI dieser Abhandlung dargelegt habe, nicht überzeugen konnte". Seite 39 heisst es dann nochmals: „Noll's Beugungsversuche . . . sind falsch, wie ich im Kapitel VI nachweise". Diese Worte müssen in dem unbefangenen Leser den Gedanken erwecken, dass Kohl Fehler in der Anordnung, in der Ausführung oder in den Ergebnissen meiner Beugungsversuche entdeckt habe. Das ist aber, wie sich nachher im Kapitel VI herausstellt, keineswegs der Fall. Kohl hat meine Versuche nachgemacht und durchaus bestätigt gefunden. Der gerügte Mangel an Exaktheit, die Fehlerhaftigkeit, liegt nach Kohl in einem Umstande, von dem ich am allerwenigsten erwartet hätte, dass er beanstandet werden würde. Kohl sagt nämlich im Kapitel VI (p. 74): „Führt man die Beugungsversuche in der Noll'schen Weise aus, so erhält man Resultate wie die seinigen, dieselben sind jedoch naturgemäss falsch. Es ist durchaus nöthig, nach der Horizontallagerung des Sprosses erst die Nachwirkung sich abspielen zu lassen und dann — sind die Ausschläge beiderseits nahezu gleich!"

Was ist von solchen Versuchen auch anders zu erwarten? Wenn man untersuchen will, welche Veränderungen die geotropische Reaktion hervorbringt und man wartet so lang, bis sie erst vorüber ist, dann findet man nichts mehr; das ist ganz natürlich. Wenn man die Veränderungen studiren will, die der Genuss von Alkohol bei Menschen hervorbringt und man wartet, bis die Nachwirkung desselben vorübergegangen, so bekommt man höchstens noch den Rückschlag ins andere Extrem zu sehen und von diesem Gesichtspunkte aus ist die Beobachtung Kohl's ganz interessant, dass der Ausschlag nach abgelaufener Nachwirkung, falls er überhaupt Differenzen aufweist, umgekehrt ausfällt als in gereiztem Zustande.

Nach Kohl ist es aber durchaus nöthig, die Nachwirkung erst völlig sich abspielen zu lassen, weil dieselbe in den weitaus meisten Fällen so gross sei, dass auf ihre Rechnung allein das ganze Plus des Ausschlags bei Dehnung der Convexseite zu setzen sei. Daher

meint Kohl, hätten die eintretenden Krümmungen selbst meine Versuchsresultate gefälscht. Das ist ein Einwand, der vielleicht bei der Kohl'schen Versuchsanstellung zutrifft, der aber bei meinen Versuchen thatsächlich nicht in Betracht kam, weil der durch den Bewegungsvorgang selbst während der Versuchszeit zurückgelegte Weg gegenüber dem Beugungsausschlag verschwindend klein war. Keinesfalls darf doch aber der durch die langsam verlaufende Reizbewegung entstehende Beobachtungsfehler so eliminirt werden, dass man die Grundbedingung des Versuches selbst, nämlich den geotropischen Reizzustand der Organe, zerstört. Damit setzt man ja an Stelle einer vermeidbaren Fehlerquelle den grössten logischen Fehler, der sich überhaupt bei dieser Versuchsanstellung denken lässt. Kohl mag durch die Anwendung unzweckmässig kleiner Zugkräfte (2 g) mit der durch die Nachwirkung veranlassten Krümmung in Conflict gerathen sein. Wenn man aber, wie das bei meinen Versuchen geschah, mit einseitigen Zugkräften von 20 g operirt und während einer Versuchsdauer von etwa 2 Minuten Ausschlagsdifferenzen von 12 bis 14 Millimeter erhält, während die geotropische Bewegung des freistehenden Organendes in dieser Zeit noch keinen Millimeter zurücklegt, so ist damit eine wesentliche Beeinträchtigung der Versuchsergebnisse ausgeschlossen.

Der „grobe Fehler", den Kohl (p. 74) meinen Beugungsversuchen nachsagt, ist, wie man hiernach ersehen wird, überhaupt kein Fehler, sondern die wesentlichste Voraussetzung für die Versuche; erst Kohl hat bei seiner Wiederholung der Beugungsversuche solche Fehler eingeführt: Einen technischen, indem er die Belastung so klein wählte, und einen logischen, der von vornherein das zu nichte macht, was durch die Versuche gefunden und gemessen werden soll. Auch in noch anderen Punkten sind die Kohl'schen Beugungsversuche nicht einwurfsfrei. Man liest auf Seite 75 seiner Abhandlung, dass seine Versuchsobjecte am Schluss des Versuches um 45° oder um fast 90° gekrümmt waren. Um bei so stark gekrümmten Organen die Dehnungsfähigkeit der antagonistischen Seiten unter gleichen äusseren Spannkräften zu bestimmen, genügt aber die von mir und Kohl befolgte einfache Anordnung der Versuche durchaus nicht mehr, und es würde besonderer Berechnungen und Vorrichtungen bedürfen, um die Richtung der Zugwirkung so zu bemessen, dass die Längscomponente, auf die es doch wesentlich ankommt, auf der stark concaven und der stark convexen Seite gleich ausfällt. Gerade um diese Complicationen zu vermeiden, und die damit verbundenen Fehlerquellen

auszuschliessen, wurden von mir die gereizten Organe zu einer Zeit untersucht, wo sie die Krümmung eben begonnen hatten und ohne Bedenken noch als gerade betrachtet werden konnten.

Wie bereits eingangs erwähnt, suchte Kohl die Erklärung für den Krümmungsmechanismus in der activen Verkürzung der Concavseite, hervorgerufen durch vorherrschende Querdehnung der dort gelegenen Zellen unter dem Einfluss des hier einseitig gesteigerten Turgors. Diese Turgorerhöhung ist nach Kohl nicht nur die erste, sondern auch die regelmässigste Veränderung, die sich in gereizten Organen vor der Krümmung erkennen lässt. Es steht diese Angabe aber in Widerspruch mit den erwähnten Befunden von Wortmann, welche durch meine Untersuchungen bestätigt und dahin erweitert wurden, dass in rasch sich krümmenden, kräftig reagirenden Organen oft sehr bald ein relativ erhöhter Turgor auf der Concavseite festzustellen ist. Kohl sieht in dieser Ergänzung einen Widerspruch; denn entweder trete die Plasmolyse erst oben oder erst unten, oder oben und unten gleichzeitig ein. Es ist mir nicht verständlich, warum Kohl behauptet, meine eine Angabe hebe die andere geradezu auf, wenn ich die in verschiedenen Versuchsobjecten thatsächlich vorgefundenen Differenzen nebeneinander stelle und erwähne. Eine Verallgemeinerung des einen oder des anderen Befundes würde hier ja sichtlich mit den Thatsachen in offenen Widerspruch treten. — Meine damals geführten genauen Aufzeichnungen weisen, wie ich mich nochmals überzeugt habe, aber eine ganze Reihe von Beobachtungen auf, bei welchen eine Turgordifferenz bei eben eintretender Krümmung nicht gefunden wurde. Die bestimmte Bejahung dieser Frage durch Kohl veranlasste mich aber auch zu einer erneuten Prüfung dieser Verhältnisse, welche aber nicht anders ausfiel als die erste. Zu Beginn der Krümmung, wenn also die unmittelbare Krümmungsursache schon sicher thätig ist, war in den allermeisten Fällen der Turgor auf den antagonistischen Seiten gleich. Die selteneren Fälle, in denen sich bald nach Beginn der Krümmung eine schwache relative Erhöhung zu gunsten der Concavflanke zeigte, haben aber den übrigen gegenüber schon deshalb nicht die von Kohl angenommene principielle Bedeutung, weil ja auch bei gleichbleibendem Turgor die Krümmung thatsächlich vor sich geht. Die Ergebnisse derartiger plasmolytischer Untersuchungen sind übrigens keineswegs so leicht ganz sicher und unzweideutig festzustellen, wie man wohl vermuthen könnte, denn die Plasmolyse tritt selbst bei benachbarten Zellen derselben Rindenschicht oder der Epidermis oft nicht gleichzeitig ein. Einzelne Zellen erscheinen früher, andere erst

später bei erhöhter Concentration des Plasmolysators plasmolysirt. Auf ein genaues Abzählen der Majorität kann man sich bei der steten Veränderung des Bildes aber nicht einlassen, so dass das gewonnene Resultat immer mehr oder weniger von subjectiver Schätzung abhängig bleibt und Irrthümer bei der subjectiven Beurtheilung besonders nahe gelegt werden. Eine ausgesprochene Turgordifferenz fand ich immer erst nach weiter vorgeschrittener Krümmung, was ich mir (l. c. p. 525) damit erklärte, dass die osmotische Leistung der Convexzellen bei der Streckung durch starke Wasseraufnahme nothwendig zunächst verringert und erst durch regulatorische Vorgänge vom Protoplasma aus allmählich wieder auf die frühere Höhe gebracht werden müsse. Es ist daher nicht zutreffend, wenn Kohl behauptet, ich hätte gar nicht den Versuch gemacht, die widersprechenden Angaben miteinander verträglich erscheinen zu lassen.

Das Auftreten der Krümmung in vielzelligen Pflanzengliedern mit allseitig gleichbleibendem Turgor beweist jedenfalls, dass die in anderen Fällen auftretende Turgordifferenz zu Gunsten der Concavseite nicht in principiellem Zusammenhang mit der auftretenden Krümmung steht. Ja selbst dann, wenn in allen Fällen eine grössere osmotische Leistung auf der Concavseite sich herausgestellt hätte, dürfte auf ein Causalverhältniss daraus ebensowenig ohne Weiteres geschlossen werden, wie aus den Wortmann'schen Beobachtungen über Membranverdickungen u. dergl. auf der concaven Flanke. Ebenso wie diese nur eine Begleiterscheinung der Krümmung sind, die nach Elfving auch an künstlich gekrümmten und am Klinostat rotirenden Pflanzenorganen auftritt, so könnte eine Zunahme der osmotisch wirksamen Stoffe als Vorläuferin jener, durch Wortmann bekannt gewordenen, hypertrophischen Veränderungen eintreten. Die Nützlichkeit derartiger Begleiterscheinungen leuchtet aber ohne Weiteres ein, wenn man bedenkt, dass bei der Krümmung des Organs die Concavseite einer Zugwirkung ausgesetzt ist und dieser einen entsprechenden Widerstand entgegensetzen muss. Dass aber die mechanische Zugwirkung an sich schon solche Begleiterscheinungen inducirt, haben zum Theil die erwähnten Untersuchungen von Elfving, besonders aber diejenigen von Hegler[1]) erwiesen. Hegler hebt insbesondere hervor, dass die unter Zugspannung stehenden Streckungszonen seiner aufrecht-

---

1) Ueber den Einfluss des mechanischen Zugs auf das Wachsthum der Pflanze in „Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen" Bd. VI Heft 3.

stehenden Versuchspflanzen einen um 3—7 Atmosphären höheren Turgordruck annehmen als die freigebliebenen Pflanzen.[1])

Die von Wortmann aufgefundene Vermehrung des Protoplasmas und seiner Inhaltskörper (Stärke), sowie die Membranverdickungen der Zellen auf der Concavseite machen es wahrscheinlich, dass es sich dort auch wirklich zunächst um eine absolute Vermehrung der osmotisch wirkenden Substanzen handeln wird (also auch wohl um eine absolute Steigerung des Turgordruckes), die durch den blossen Nachweis eines relativ höheren Turgors aber noch nicht festgestellt ist. Bei der Wichtigkeit, welche eine absolute Erhöhung des Turgordruckes für die Kohl'sche Hypothese hat, sollte man erwarten, in seiner Schrift genaue Angaben über das Ansteigen des Turgors über die Normalhöhe zu finden. Denn die Tonnendeformation und absolute Verkürzung der Concavzellen soll doch nach ihm die Folge eines, über das gewöhnliche Maass gesteigerten Turgordruckes sein. Diese Vorbedingung für die Contraction der Concavseite scheint Kohl jedoch nicht experimentell sicher gestellt zu haben. Die einzige Angabe, aus welcher man auf eine solche absolute Steigerung vielleicht einen Schluss ziehen dürfte, findet sich auf Seite 60, wo die Plasmolyse eines geraden und eines anderen gekrümmten Pisum-Stengels verglichen wird. Es wird da angegeben, dass dreiprocentige Salpeterlösung im geraden Stengel, etwa in der Zone, wo die Krümmung im horizontal gelegten Stengel auftrat, „sehr bald" ein Abheben des Plasmakörpers zu Stande brachte, dass dieselbe Salpeterlösung am gekrümmten Stengel auf der Convexseite die Plasmolyse „sofort", auf der Concavseite aber erst „nach einiger Zeit" hervorgerufen habe. Wenn man nun auch voraussetzen könnte, dass der Turgor der Zellen in beiden Versuchspflanzen ursprünglich ganz gleich gewesen sei, was aber durchaus nicht zutreffen muss, so blieben für die Beurtheilung einer absoluten Steigerung des Concavturgors nur einige unbestimmte Zeitangaben, das „nach einiger Zeit" für die Plasmolyse der Concavzellen, das „sehr bald" für die des geraden Stengels. Ausser an dieser höchst zweifelhaft bleibenden Stelle ist nirgends die Turgorkraft der Concavseite verglichen mit der osmotischen Kraft im ungereizten Zustande, sondern stets nur verglichen mit der der Convexseite. Diese relativen Angaben gestatten aber um so weniger einen Rückschluss auf das absolute Maass, als Kohl auch selbst (p. 59) die Kraus'schen Beobachtungen bestätigt, dass „unmittelbar nach dem Horizontallegen

1) Hegler l. c. p. 27 u. 28.

eines negativ geotropischen Organs eine absolute Verminderung von freien Säuren im Zellsaft der convex werdenden Zellen stattfindet."

Der Nachweis eines absolut gesteigerten Turgordrucks auf der Concavseite, auf welchen es für die Verkürzung ankommt, ist also von Kohl in keinem einzigen Falle zweifellos erbracht worden. Seine Theorie stüzt sich also auf ein ganz unsicheres Fundament. Der Weiterbau, den Kohl auf dieser unsicheren Basis unternimmt, ist aber experimentell nicht besser begründet. Er nimmt an, dass die von ihm vorausgesetzte Turgorsteigerung auf der Concavseite nicht eine Verlängerung, sondern durch tonnenförmige Deformation eine Verkürzung erziele. Er sucht (p. 7) dieselbe glaubhaft zu machen an einem Zellenschema, welches abwechselnd einfache und doppelte Membrandicke (ersteres an der Intercellularengrenze, letzteres da, wo Nachbarzellen anstossen) aufweist. Wie man sich auf jedem mikroskopischen Schnitt überzeugen kann und wie es die eigenen Zeichnungen von Kohl auf Tafel III vorführen, ist dieses Schema in vielen natürlichen Geweben aber gar nicht verwirklicht; man findet sogar oft das Gegentheil, wie z. B. in dem jungen Rindenparenchym der Vicia Faba.

Kohl beruft sich bei seiner Annahme einer Verkürzung durch Turgor auch auf die Untersuchungen von de Vries am Rindenparenchym von Wurzeln. Diesen Hinweis könnte man schon eher gelten lassen, wenn nicht für andere parenchymatische Gewebe, für Blattpolster, für die Staubfäden der Cynareen, ja für alle jene Organe (Stengel und Blattstiele etc.), die sich bei der Plasmolyse verkürzen und bei Turgorsteigerung elastisch verlängern, das Gegentheil nachgewiesen wäre. Die von de Vries untersuchten Wurzeltheile verlängern sich bekanntlich bei der Abnahme des Turgordrucks und verkürzen sich mit der Zunahme des osmotischen Innendrucks. Schon durch dieses Verhalten zeigen sie an, dass in ihren Zellwänden ganz eigenartige und von denen der meisten oberirdischen Organe abweichende Elastizitätsverhältnisse herrschen. Es hätte deshalb der experimentelle Nachweis erbracht werden müssen, dass der Turgor auf der Concavseite der gereizten Stengel ebensolche besondere Dehnungsverhältnisse vorfindet, wie in jenen Wurzelgeweben, wo sie einer bestimmten Lebensaufgabe dienstbar gemacht sind und in ihrer Eigenart desshalb eigens erworben sein können. — Auch diesen wichtigen Nachweis, mit welchem seine Theorie steht oder fällt, ist uns Kohl durchaus schuldig geblieben. Die in seinem Kapitel über Contractionserscheinungen mitgetheilten vergleichenden Messungen von verschiedenen Zellen beweisen für die vorliegende Frage gar nichts. Erstens ist es fraglich, ob aus so an-

gestellten relativen Vergleichen (p. 43) überhaupt auf die berechnete Verkürzung geschlossen werden darf. Wenn nämlich die Concavzellen eines gekrümmten Stengels physiologisch im Weiterschreiten des Längenwachsthums gehemmt werden, während die Zellen an den basal- und gipfelwärts gerade bleibenden Stengeltheilen ungestört weiter wachsen, so ist der schliessliche relative Unterschied nicht, wie Kohl annimmt, lediglich auf active Verkürzung der Concavzellen, sondern zum Theil jedenfalls auf die ungestörte Verlängerung der gerade fortwachsenden Zellenreihen zu setzen. Die Fälle, wo es sich aber um unzweifelhafte Verkürzungen handelt, wie z. B. bei den Krümmungen der Tradescantia-Knoten u. a. geben über die Ursache jener Verkürzung keinerlei Aufschluss, nicht einmal darüber, ob sie activ oder bloss passiv ist.

Die für die Kohl'sche Theorie principiell so wichtige Frage: Bringt ein erhöhter Turgor in den Concavzellen Verkürzung hervor, konnte aber nach dem Vorgange de Vries' einfach und unzweideutig entschieden werden und wenn auch das Verhalten normal gewachsener Stengeltheile bei plasmolytischen Versuchen schon sehr deutlich gegen diese Annahme spricht, so halte ich es doch nicht für überflüssig, die Versuche, die ich noch darüber angestellt habe, hier mitzutheilen. Zunächst wurden die Dehnungsbewegungen gerader Stengeltheile und einzelner Längsschnitte aus solchen unter dem Einfluss gesteigerten oder verminderten Turgordrucks durch genaue mikroskopische Messungen noch einmal controllirt. Ich konnte dabei feststellen, dass jede Verminderung der Turgorspannung sofort und dauernd zur Verkürzung ganzer Stengeltheile oder des abgeschälten Rindenparenchyms führt, dass dagegen Steigerung des hydrostatischen Druckes sofort und stets Verlängerung der Gewebe zur Folge hatte. Als Versuchspflanzen dienten Helianthus-Keimlinge, die in guter Gartenerde erzogen waren, sowie junge Erbsenpflanzen, welche theils in Quellwasser, theils in Nährlösungen mit einem Gehalt von 5 ‰ Kalisalpeter gewachsen waren. Die zu beobachtenden Pflanzentheile wurden zur Verminderung der Turgorspannung mit Salpeterlösungen verschiedener Concentration — ansteigend von Viertel zu Viertel Procent bis zu völlig plasmolysirender Lösung — in Berührung gebracht und ihr frei bewegliches Ende ständig von Anfang an im Auge behalten. Längsschnitte aus dem Rindenparenchym oder aus diesem mit der Epidermis wurden zur Verhinderung der Krümmung durch Gewebespannungen unter einem langen, beiderseits unterlegten Deckglase beobachtet, wodurch die Krümmung des Schnittes verhütet war, nicht aber seine freie

Verkürzung oder Verlängerung. Wie schon erwähnt, war das Resultat der mikroskopischen Messung in Salpeterlösungen stets eine Verkürzung, während die de Vries'schen Wurzeln unter diesen Umständen zunächst eine ausgiebige Verlängerung zeigten.

Zur Steigerung des hydrostatischen Innendrucks wurden die ganzen Stengeltheile oder die Schnitte unter denselben Vorsichtsmaassregeln in kaltes oder lauwarmes destillirtes Wasser gebracht, welches vorher aber reichlich Luft aufgenommen hatte. Die Wasseraufnahme der Versuchsobjecte führte sofort und stets zur Verlängerung, niemals aber zu einer Verkürzung, wie sie unter diesen Umständen die erwähnten Wurzeln darbieten. Dass die beobachtete Verlängerung nicht auf Kosten des fortschreitenden Längenwachsthums zu setzen war, wurde durch Messung des 24stündigen Zuwachses und Reduction desselben auf die Versuchsdauer sichergestellt: Der berechnete Zuwachs erwies sich gegenüber der Turgordehnung während der Versuchsdauer als verschwindend klein; es ist zudem fraglich, ob er nach dem operativen Eingriff überhaupt noch vorhanden war.

Hiermit ist experimentell festgestellt, dass die Parenchyme der untersuchten gerade wachsenden Stengel sich bei Turgorschwankungen umgekehrt verhalten wie die Parenchyme jener Wurzeln. Es wäre nun allerdings noch die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass die Dehnbarkeit der Concavzellen sich unter dem Einfluss des Gravitationsreizes in dieser Beziehung veränderte und dass gerade in dieser Veränderung die erste wahrnehmbare Erscheinung der Reizwirkung vorläge. Um auch hierüber keinen Zweifel bestehen zu lassen, nahm ich in gleicher Weise wie mit den gerade gewachsenen Stengeln Beobachtungen mit der concav werdenden Seite gereizter Stengel vor. Da das Arbeiten mit Schnitten aus gekrümmten Stengeln, selbst dann, wenn die Krümmung noch ziemlich flach ist, sehr erschwert ist, so wurden die Rindenlängsschnitte einestheils der Oberseite solcher Stengel entnommen, welche nach dem Horizontallegen eben die Aufrichtung begonnen hatten. Da die Krümmungsursache in denselben schon wirksam war, so musste sich das von Kohl vorausgesetzte Verhalten gegebenen Falls auch schon geltend machen. Die Zellen der in concaver Krümmung begriffenen Rinde verhielten sich aber nicht anders als im geraden ungereizten Stengel. Um die Gewebe aber auch im Höhepunkt der geotropischen Action und doch ohne die störende Krümmung beobachten zu können, wandte ich folgendes Verfahren an: Ich inducirte den Versuchspflanzen durch Horizontallegen eine Krümmung, die ich bis etwa 40° vorschreiten liess. Unter günstigen Bedingungen war diese

Biegung in kurzer Zeit erreicht. Dann wurde das Organ sofort um 180° gedreht, so dass die frühere Concavseite nach unten kam. Nach abgelaufener Nachwirkung wurde die frühere Bewegung stationär und ging alsbald in die gegentheilige über; war dann der Stengel wieder annähernd gerade gestreckt[1]) und in horizontaler Stellung, so war darin die geotropische Action doch in vollstem Gange. Die der oberen Flanke solcher Stengel entnommenen Längsschnitte verkürzten sich aber bei Turgorsenkungen und verlängerten sich bei Turgorsteigerung ganz ebenso wie die Gewebe der geraden Stengel. Der von Kohl unterlassene Nachweis einer vorwiegenden Querdehnung bei Turgorsteigerung ist damit experimentell im **gegentheiligen** Sinne erbracht.

Ganz nebenbei möchte ich noch bemerken, dass schon die mikroskopische Betrachtung von senkrecht geführten Längsschnitten aus solchen Stengeln, die nach starker Krümmung sich rückbewegen, gegen die tonnenförmige Deformation spricht. Die Zellen der oberen (früher unteren) Flanke, die sich verkürzen sollen, sind hier so lang gestreckt und eng aneinander gelagert, dass sie beim Aufheben der Biegung unmöglich eine solche Deformation ausgeführt haben können. Eine solche ist aber zur Kohl'schen Action erforderlich, auch wenn, wie hier, keine absolute Verkürzung eintritt; in solchen Fällen muss nach Kohl die Turgorverkürzung das Längenwachsthum mehr oder minder compensiren (Kohl p. 44).

Es ist bei der Beurtheilung der ganzen Frage aber auch noch das zu berücksichtigen, dass die aus plasmolytischen Versuchen nicht einmal völlig sicher zu berechnende osmotische Kraft[2]) nicht ohne Weiteres einen Schluss auf die Grösse der Turgorspannung gestattet, denn die osmotische Leistungsfähigkeit des Zellsaftes ist doch immerhin nur eine Bedingung für die Turgorgrösse. Die Menge des disponiblen Wassers (unterhalb des Maximums), die veränderliche Permeabilität des Protoplasmas u. a. sind weitere Factoren, die dabei eine wesentliche Rolle spielen. Das Welken von Pflanzentheilen lehrt zum Beispiel, wie die Concentration des Zellsaftes und damit die osmotische Leistung desselben zunehmen kann, während der Turgor dabei sinkt. Die auffällige Erschlaffung der Concavseite an stark gekrümmten Grasknoten, welche ganz an die Erschlaffung der unteren Gelenkpolsterhälfte von Mimosa pudica erinnert, wenn man aus freier

1) Dies tritt bei einzelnen Versuchsobjecten (mit langen Wachsthumszonen) besser und sicherer ein, als bei anderen.

2) Vgl. Pfeffer, Energetik p. 228 (80).

Hand Beugungsversuche in der Krümmungsebene vornimmt[1]), lässt auch hier auf eine Turgorverminderung schliessen, die vielleicht trotz erhöhter osmotischer Kraft durch das Eingreifen anderer Varianten zu Stande kommen könnte. Aehnlich liegen die Verhältnisse ja auch bei den Stücken aus Hippuris-Sprossen, die ich in nicht dampfgesättigtem Raume und ohne dass sie mit Wasser in Berührung standen, ihre geotropische Reaction ausführen liess. Es kamen auf diese Weise Krümmungen zu Stande, welche den Spross U-förmig bogen. An der Biegungsstelle zeigte sich die Convexseite turgescent, straff und glänzend, die Concavseite dagegen runzlig und schlaff, obwohl in ihren welken Zellen der Zellsaft wahrscheinlich concentrirter war als in den prallgefüllten Convexzellen. Jedenfalls sind aber solche Concavzellen bei der Krümmung nicht activ betheiligt.

Kohl führt zur Bestätigung seiner Auffassung eine Reihe von Beobachtungen über Gewebespannung in gekrümmten Organen und eine Anzahl Kerbschnittversuche ins Feld. Diese sind aber, wie sich im Folgenden zeigen wird, nicht im Stande, den Mangel directer positiver Beweise für seine Anschauungen zu ersetzen.

Aus seinen Beobachtungen über die Gewebespannung in gekrümmten Pflanzentheilen geht nämlich nicht hervor, inwieweit die normale Gewebespannung an den Erscheinungen betheiligt und berücksichtigt ist. Aber auch das, was für sonstige Spannungsänderungen während der Krümmung spricht, ist eben so gut mit anderen Auffassungen vereinbar als mit der Kohl'schen Hypothese. Längshälften gerade gewachsener Stengel krümmen sich bekanntlich nach aussen, weil sich die centralen Gewebe gegenüber den peripheren Theilen verlängern. Wenn nun im gekrümmten erdabwendigen Stengel die erdwärts gerichteten peripherischen Gewebe sich gegenüber den centralen Geweben verlängern und ebenso die centralen Gewebe sich correlativ gegenüber der zenithwärts gerichteten Rinde der Epidermis verhalten, so folgt daraus eine Abnahme der normalen Gewebespannung in der unteren Längshälfte und eine Steigerung des normalen Spannungsunterschiedes in der oberen Längshälfte des Stengels. Wenn daher Kohl angibt, dass bei der Längsspaltung eines geotropisch gekrümmten Stengels die Concavseite die Krümmung verstärkt, die Convexseite sie dagegen verflacht, so ist diese Erscheinung mit anderen Krümmungsursachen doch mindestens ebenso gut vereinbar als mit der Kohl'schen Hypothese, so dass diese Ergebnisse nicht als Beweis für die letztere

1) Ich beziehe mich hier auf abgeschnittene, in feuchtem Sande steckende Halme.

herangezogen werden können. Wenn Kohl bei diesen Versuchen andererseits darauf hinweist, dass bei der Zerlegung der gekrümmten Stengel in drei horizontale Längslamellen die mittlere und die untere nahezu gleiche Länge behalten, während sich die obere allein verkürzt, so spricht dies mit Rücksicht auf die normale Gewebespannung dafür, dass die erdwärts gelegene Flanke gewachsen ist, nicht aber für ihre gewaltsame mechanische Dehnung. Im letztgenannten Falle müsste sie sich nach dem Aufhören des Zuges doch verkürzen.

Einen besonderen Werth legt Kohl auf den Ausfall seiner Kerbschnittversuche. Diese wurden so ausgeführt, dass geotropische Organe, z. B. Erbsenstengel, einseitig mit Einschnitten versehen wurden, die etwa 2mm von einander entfernt waren. Die Stengel wurden dann horizontal gelegt, wobei die Einschnitte entweder oben oder unten hin zu liegen kamen. Im ersten Fall bleibt die Krümmung hinter derjenigen unverletzter Pflanzen bedeutend zurück, im letzten Falle dagegen überholt sie die Bewegung unverletzter Pflanzen, obgleich aus der verletzten Seite Wasser austritt und der Turgor nach Kohl abnimmt. Kohl folgert aus diesen Versuchen, deren Ausfall ich bestätigen kann, dass die Action nothwendigerweise von der Concavseite ausgehen müsse. Ihre Contraction sei durch die Verletzung unmöglich gemacht, während Einschnitte auf der Unterseite die passive Dehnung der Convexseite nur fördern könnten. Bei der Wiederholung dieser Versuche mit Stengeln von Pisum, Helianthus, Tropaeolum und Faba fand ich aber alsbald, dass denselben keineswegs die Bedeutung beizumessen ist, die Kohl ihnen beilegt, dass sie überhaupt zur Entscheidung der vorliegenden Frage ganz unbrauchbar sind. Kohl hat bei ihrer Beurtheilung die auffällige Wirkung der Einkerbungen an sich übersehen, die ihm aus Controllversuchen sofort in ganzer Deutlichkeit hätte klar werden müssen. Wie mir schon gleich die ersten Versuche zeigten, bewirken nämlich derartige einseitige Einkerbungen an sich schon eine beträchtliche Krümmung, wobei die unverletzte Seite concav wird. Diese Krümmung tritt oft schon sehr auffällig ein, während man die Pflanzen noch unter dem Messer hat; sie ist aber jedenfalls im Laufe der nächsten halben Stunde zu beobachten, wenn man die Pflänzchen nach der Operation wieder senkrecht gestellt hat oder am Klinostat rotiren lässt. Erbsenstengel nahmen nach der Einkerbung trotz des entgegenstehenden Geotropismus eine solche Krümmung an, dass der Gipfel horizontal stand oder gar abwärts gekehrt war. Horizontal gelegte Erbsenstengel, die man oben eingekerbt hat, krümmen sich unter

dem Einfluss der Verwundungen oft so, als ob sie positiv geotropisch wären. Fig. 1 zeigt das Resultat der Einkerbungen an einem jungen aufrecht stehenden Erbsenstengel, dessen Schattenriss in den Conturen genau wiedergegeben ist. In dieser Lage verharrte der Gipfeltheil dem Geotropismus zum Trotz lange Zeit. — Worauf diese traumatische Krümmung beruht, habe ich noch nicht näher untersucht. Ich vermuthe, dass die normale Gewebespannung nach Aufhebung des Zusammenhangs in der negativ gespannten Epidermis und Rinde sie zunächst hervorruft; in späteren Stadien treten aber augenscheinlich noch Hervorwölbungen und Wucherungen der Wundflächen fördernd dazu. Die Ursache dieser Erscheinung ist aber für uns zunächst gleichgiltig; das, worauf es allein ankommt, ist die Thatsache, dass Einkerbungen starke Krümmungen veranlassen können, welche die geotropischen Bewegungen vollständig entstellen. Ich fand die traumatische Krümmung im Allgemeinen um so schärfer, je tiefer die Einschnitte nach dem Mark eindrangen und je zahlreicher sie waren. An den dicken Stengeln von Vicia Faba brachten flache Einschnitte überhaupt keine traumatische Krümmung zu Stande; in diesem Falle war aber auch kein Unterschied in der geotropischen Bewegung wahrzunehmen, gleichviel ob die Schnitte erdwärts oder zenithwärts gerichtet waren. Genau dasselbe Resultat erhielt ich mit Pisum, Tropaeolum und Helianthus: Wenn die Einschnitte so flach sind, dass keine traumatische Krümmung eintritt, so bleiben sie ohne Einfluss auf die geotropische Bewegung. Sind die Einschnitte aber tief, so wird die geotropische Bewegung durch die traumatische Krümmung wesentlich alterirt. Die letztere addirt sich der ersteren, wenn die Einschnitte unten angebracht werden, sie wirkt ihr entgegen, wenn die Oberseite eingeschnitten wird.

Fig. 1. Eine aufrecht stehende junge Erbsenpflanze, eine halbe Stunde nach Anbringung der Kerbschnitte. In Folge derselben ist, den negativen Geotropismus überwindend, eine starke Krümmung nach der anderen Seite aufgetreten. Die Umrisse sind genau nach einem Schattenbild in natürlicher Grösse widergegeben.

Nach dem Einschneiden kommen, wie das auch Kohl angegeben hat, kleine Safttröpfchen aus den Wunden hervor. Es sah dabei oft so

aus, als ob die Safttröpfchen auf der Unterseite zu ansehnlicherer Grösse anschwellten als die, welche aus oberen Einkerbungen austraten; oft schien der Unterschied sehr auffällig. Exakte Messungen habe ich aber hierüber nicht angestellt, ebensowenig wie Nachforschungen über die Ursache der Erscheinung; ich wollte die Beobachtung aber doch nicht ganz unerwähnt lassen.

Auf die plasmolytischen Versuche und die Beobachtungen Kohls an Grasknoten werde ich gelegentlich der ausführlicheren Betrachtung dieser Dinge im Anschluss an Pfeffer's Schriften zurückkommen. Es ist aber wohl am Platze, hier noch einige Gesichtspunkte hervorzuheben, über welche Kohl flüchtig hinweggegangen ist, die aber einer eingehenderen Würdigung wohl werth gewesen wären bei der Aufstellung einer neuen Hypothese. Kohl hat sich mit dem ausserordentlichen Zuwachs der Convexseite, der an der Krümmungsstelle auftritt und den er im Gegensatz zu Sachs und allen späteren Forschern nicht als activ anerkennt, so abgefunden, dass er denselben als Folge der Concavcontraction ansieht. Bei einer activen Contraction der einen Seite würde sich unter Umständen jenseits einer neutralen Zone eine Dehnung geltend machen; aber doch nur dann, wenn die Gewebe der neutralen Zone in der Längsrichtung resistent genug und zweitens das ganze Organ in der Querrichtung fest genug wäre, um die Energie einer einseitigen Verkürzung nach der anderen Seite hin zu übertragen. In weichen, hohlen oder lacunösen Organen ist diese mechanische Vorbedingung aber meist nur sehr ungenügend erfüllt und doch sind derartige Pflanzentheile nicht weniger krümmungsfähig als compacte Gewebe. Wenn ich an horizontal gelegten Sprossen von Hippuris, deren Internodien in der Zone maximalen Zuwachses sich in 12 Stunden gleichmässig um 1 mm verlängert hatten, nach der Krümmung eine Verlängerung der Oberseite um $^1/_4$ mm, dagegen eine Verlängerung der Unterseite um 5 mm fand, so würde nach Kohl die Verkürzung der Concavseite um 3 Viertelmillimeter eine Verlängerung auf der anderen Seite um 16 Viertelmillimeter mechanisch hervorgerufen haben. Das setzt voraus, dass die neutrale Zone der Concavseite sehr genähert und dass sie andrerseits sehr restitent wäre, um die Uebertragung mechanisch zu ermöglichen. Wir hätten bei Hippuris, zumal an den Internodien, an denen die Flanken entfernt waren, die neutrale Zone also mitten in dem weitmaschigen lockeren Gewebe der Rinde zu suchen, welche weder in der Längs- noch in der Querrichtung resistent genug ist, um den verlangten mechanischen Anforderungen völlig zu entsprechen.

Bei den hohlen Blüthenschäften von Taraxacum, aus deren Flanken ich in der Krümmungszone vorher schmale Längsstreifen entfernt hatte, so dass nur eine obere und eine untere Gewebslamelle, durch Luft getrennt, übrig blieben, traten geotropische Krümmungen ganz wie in unverletzten Schäften doch sehr rasch ein, obgleich keinerlei Widerlage für eine Uebertragung der Spannungen von einer zur anderen Seite gegeben war. Wie man daraus sieht, würde die Kohl'sche Hypothese, selbst wenn eine active Contraction sich hätte nachweisen lassen, bei gewissen Pflanzentheilen, die sich doch auch geotropisch krümmen, mechanisch auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen.

Aber selbst wenn die geforderte negative Spannung, bezw. das Plus derselben, in allen Fällen auf die Convexseite übertragen würde, stünde der Kohl'schen Auffassung eine andere Thatsache absolut hindernd im Wege. Seine Annahme nämlich, dass die verstärkte mechanische Dehnung auf der Convexseite ein verstärktes Längenwachsthum zur Folge habe, steht mit den bekannten Ergebnissen exacter Forschungen im Widerspruch. Aus den Beobachtungen von Baranetzky[1]) und Scholz[2]), zumal aber aus den neueren Untersuchungen von Hegler[3]) geht bestimmt hervor, dass eine mechanische Dehnung in der Längsrichtung das Längenwachsthum im allgemeinen keineswegs fördert, sondern im Gegentheil hemmt. Nur im Maximum der grossen Periode tritt alsbald, im übrigen aber erst nach Ablauf eines oder mehrerer Tage, eine das Wachsthum beschleunigende Wirkung dehnender Kräfte in die Erscheinung. Die Reizkrümmungen treten aber innerhalb der ganzen Wachsthumszone und schon in wenigen Stunden, oft noch rascher ein, — also unter Umständen, unter denen eine Zugspannung auf der Convexseite keine Förderung, sondern eine Hemmung zur Folge haben würde. Eine Anzahl von Versuchen, in denen die Belastung oft bis nahe an die Grenze der Tragfähigkeit gesteigert wurde, ergab die ausnahmslose Bestätigung der Hegler'schen Befunde. In gewissen Fällen soll nach Kohl aber überhaupt kein Wachsthum der Convexzellen bei der Krümmung betheiligt sein, sondern lediglich eine mechanische Streckung. Wohl in Rücksicht auf die Baranetzky-Scholz-Hegler'schen Resultate hält Kohl das meist vorhandene Wachsthum aber gar nicht für wesentlich bei der Krümmungsmechanik. Ob es sich aber um Wachsthum oder um mechanische Dehnung handelt — keinesfalls harmoniren

1) Mém de l'Acad. de St. Pétersbourg, 1879, Taf. 27 No. 2.
2) Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pfl. Bd. 4 S. 323.
3) Cohn's Beiträge Bd. 6 Heft 3.

die Kohl'schen Anschauungen mit den Thatsachen, denn die mechanische Dehnung könnte dann doch nur durch Ueberschreiten der Elastizitätsgrenze erreicht werden, was nach Hegler[1]) und Pfeffer[2]) unter diesen Umständen ebenso sicher ausgeschlossen ist wie ein gefördertes Wachsthum.

Die Kohl'sche Hypothese könnte ihrem Princip zufolge nur auf vielzellige Organe angewandt werden; für einzellige ist sie von vorn herein ausgeschlossen. Wenn es nun auch selbstverständlich ist, dass in ein- und mehrzelligen Pflanzentheilen wesentlich verschiedene Mittel zur Erreichung des gleichen Zieles herangezogen werden könnten, so müsste eine solche Thatsache doch erst experimentell festgestellt werden. Kohl lässt sich, wie ich nur nebenher erwähnen möchte, trotz des umfassenden Titels seiner Schrift, auf die Krümmungsmechanik der Einzelligen nicht näher ein, sondern adoptirt in einem kurzen einleitenden Abschnitt p. 36 für dieselbe die erste Anschauung Wortmanns, obgleich er kurz vorher und nachher, wie überhaupt im ganzen Buche, die schwerwiegendsten Einwände dagegen vorbringt.

Nachdem ich im Vorhergehenden genügend gezeigt zu haben glaube, dass die Kohl'sche Hypothese der Krümmungsmechanik nicht die bisherigen Anschauungen zu beseitigen, umsoweniger aber etwas Besseres an ihre Stelle zu setzen vermag, wende ich mich nunmehr der Besprechung von Pfeffer's Einwürfen zu. Wie eingangs erwähnt, ist einer dieser Einwände lediglich durch ein Versehen entstanden und erledigt sich durch den Hinweis auf meine mehrfach erwähnte Schrift. Die anderen Bedenken Pfeffer's sind theoretischer Natur und beziehen sich auf die Auslegung des Wachsthumsmodus in den Zellmembranen; sie verlangen desshalb eine ausführlichere Discussion über die Fragen der Wachsthumsmechanik der Zellhäute.

In seiner schon öfter erwähnten Abhandlung: „Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen" sagt Pfeffer im Hinblick auf meine Beugungsversuche: „Solche Beugungsversuche können aber immer noch das Resultat verschiedener Combinationen sein. Ohne näher hierauf einzugehen, ist doch klar, dass man nicht mit Noll auf eine Zunahme der Dehnbarkeit in der Convexseite schliessen darf, da jede relative Verschiebung, also auch eine Zunahme der Elastizität auf der Concavseite, den analogen Erfolg haben muss". Meine Ausführungen scheinen Pfeffer nicht mehr vollständig gegenwärtig gewesen zu sein, als er diesen Einwurf geltend machte, denn

1) l. c.

2) Energetik p. 242 (94).

ich habe nicht nur beide Möglichkeiten in Betracht gezogen, sondern durch meine Messungen einen erhöhten Widerstand auf der Concavseite direct festgestellt. Die absolut verminderte Dehnbarkeit der Concavmembranen habe ich auch im Text wiederholt, allerdings nicht an der Stelle, wo sie es wohl verdient hätte, hervorgehoben. Indem ich einige meiner damaligen Messungen und Worte hier wiederhole, glaube ich den Einwand Pfeffer's in seinem eigenen Sinne zu erledigen.

„Von den sehr zahlreichen Beobachtungen, die ausnahmslos eine grössere Beugung nach der Concavseite hin ergaben, mögen hier nur einige, die mit jungen Blüthenschäften von Agapanthus umbellatus angestellt wurden, zu genauerer Mittheilung herausgegriffen werden. Die angewandten Gewichte waren jederseits 20 g. Die spätere Convexseite ist mit X, die Concavseite mit V bezeichnet. Die Ausschlagsbogen sind in Millimeter umgerechnet.

Gerade gestrecktes Organ vor der Umlegung:

Ausschlag bei Dehnung von X 66 mm

Nach einiger Zeit der Ruhe:

Ausschlag bei Dehnung von V **64** mm

Differenz (α) + 2 mm.

Derselbe Schaft nach stattgehabter Umlegung:

1. Ausschlag bei Dehnung von X 78 mm
   Ausschlag bei Dehnung von V **61** mm

   Differenz (β) + 17 mm.
2. Ausschlag bei Dehnung von V 63 mm
   Ausschlag bei Dehnung von X 79 mm

   Differenz (γ) + 16 mm.

Mittel der Differenzen β u. γ = 16,5

Ausschlagsdifferenz α = 2

Es bleibt somit eine Differenz von 14,5 mm,

welche durch die verschiedene Reizafficirung der Zellwände antagonistischer Seiten hervorgerufen ist".

In dem anderen l. c. mitgetheilten Versuche waren die entsprechenden Zahlen der Convexseite 51; 58, 62, die der Concavseite **55**; **51**, 53 mit einer Differenz zu Gunsten der Reizaffection von 12 mm. Es geht aus diesen Messungen nicht nur die stark erhöhte Dehnbarkeit der Convexseite hervor, sondern auch aus dem Rückgang der Zahlen von 64 auf 61 bezw. von 55 auf 51 mm eine absolute Abnahme der Dehnbarkeit auf der Concavseite, wenngleich dieselbe

diesen Zahlen nicht direct proportional ist. Das Ansteigen des Ausschlags sowohl für Concav- als Convexseite bei der zweiten Beugung ist wohl auf Nachwirkungen von der ersten Dehnung her zurückzuführen.

Diese zwiefache Ursache des veränderten Ausschlags habe ich auch im Texte wiederholt hervorgehoben, so pag. 529: „Als das wichtigste Ergebniss der vorliegenden Untersuchungen betrachte ich den Nachweis, dass bei der Reizkrümmung die Membran oder die Membranen der convex werdenden Seite dehnungsfähiger werden und aus diesem Grunde rascher in die Länge wachsen als die der concaven Seite, deren Membranen umgekehrt, weniger in ihrer Dehnbarkeit gefördert, als es bei normalem Wachsthum geschieht, eine geringere als die normale Streckung erfahren. Weiter unten ist auf denselben Umstand mit den Worten hingewiesen, dass sich die vorher gleichmässige Wachsthumsthätigkeit ändere, indem dieselbe auf der convexwerdenden Seite erheblich gesteigert, auf der concavwerdenden Seite herabgesetzt wird. Auch auf p. 532 ist die Veränderung auf der Concavseite nochmals betont.

Pfeffer fährt (a. a. O.) in Bezug auf meine Untersuchungen fort: „Weiter aber darf eine gemessene Differenz der Dehnbarkeit als Ursache der Krümmung, d. h. des entsprechenden Wachsthums, doch erst dann angesprochen werden, wenn erwiesen ist, dass jene nicht selbst die Folge des Wachsens ist. Letzteres ist aber z. B. gewiss der Fall, wenn die Dehnbarkeit der Zellwandungen mit dem Eingypsen abnimmt oder wenn ein mechanischer Zug ziemlich schnell eine Steigerung der Tragfähigkeit in den Zellwandungen veranlasst. In beiden Fällen ist dieser Unterschied physikalisch messbar, bevor man eine Verdickung der Wandungen unzweifelhaft zu erkennen vermag und Aehnliches kann sehr wohl bei geotropischen und anderen Krümmungen zutreffen. Zugleich kommen mit dem Anstreben der Krümmung antagonistische Wirkungen der Gewebe zur Geltung, die selbst wieder Veranlassung zu Wachsthumsunterschieden geben können“.

„Ohne die Möglichkeit leugnen zu wollen, dass Zunahme der Dehnbarkeit eine Ursache des Flächenwachsthums der Zellhaut in concreten Fällen werden kann, muss doch betont werden, dass Noll's Versuche diese Annahme nicht beweisen. Nur um auf dieses hinzuweisen, musste ich hier auf diese Beugungsversuche etwas eingehen, die auch wir, in methodisch ähnlicher Weise wie Noll, mit Gras-

knoten anstellten, welche während 24 bis 48 Stunden in horizontaler Lage in einem anschliessenden Gypsverband zugebracht hatten".

„Der Ausfall der Resultate lehrte indess, dass es sich hier um verwickelte Verhältnisse dreht, deren Zergliederung hier nicht versucht werden soll. An den direct dem Gyps entnommenen intacten oder halbirten Knoten ergab sich keine sichere Bevorzugung der Ausbiegung nach der zuvor aufwärts oder abwärts gerichteten Seite. Wenn aber auf die Objekte einige Zeit eine nicht plasmolysirende Salpeterlösung eingewirkt hatte, kehrte im Wasser wohl die frühere Biegungsfestigkeit zurück, die Ausbiegung nach der (geotropisch) oberen und unteren Seite zeigte aber jetzt Unterschiede, die wenigstens zumeist in demselben Sinne ausfielen".

Dem Ausfall dieser Versuche mit Grasknoten möchte ich meinen Beugungsversuchen gegenüber keine paralysirende Bedeutung für die experimentelle Grundlage der Frage beimessen. Denn erstens sind die Grasknoten an sich schon Versuchsobjecte, welche durch ihren Aufbau zu solchen Experimenten wenig geeignet erscheinen. Die beugende Kraft greift hier nämlich nicht an einem homogenen Gebilde an, wie es ein markiger radiär gebauter Stengel darbietet, sondern an einem System von Röhren, die durch wechselnde feste Massen mit einander verbunden und eingelenkt sind (vgl. Fig. 11 in Pfeffer's Druck- und Arbeitsleistung). Dabei ist der zur Längsachse symmetrische Bauplan in Wirklichkeit meist nicht streng durchgeführt, verschiedener Ausschlag nach verschiedenen Seiten hin oft von Anfang an in hohem Maasse vorhanden. Diese Verhältnisse bewogen mich s. Zt. dazu, die Beurtheilung der Ergebnisse aus dem Mittel langer Versuchsreihen, in denen sich die Fehler wohl zum Theil aufheben mussten, zu entnehmen. Dabei lieferte Avena sativa bei 21 Beobachtungen im Mittel einen Ausschlag von 8 Scalentheilen zu Gunsten der Convexseite[1]), Triticum vulgare im Mittel von 18 Beobachtungen einen solchen von 7 Scalentheilen. „Unter den Grasknoten kamen einige vor, die nach beiden Seiten gleich ausschlugen, einmal war die Differenz zu Ungunsten der Convexseite drei Scalentheile" (Noll l. c. p. 515, 516).

Liegen danach in den Grasknoten schon an sich ziemlich unverlässliche Versuchsobjecte zu diesen Beugungsversuchen vor, so wird das Feld der unbestimmbaren und complizirenden Factoren noch erheblich erweitert durch den festen Einschluss dieser Objecte in Gyps. Durch

1) Auch Hegler findet p. 31, l. c., dass die Rindenzellen der Grasknoten auf der Convexseite dehnbar und weitlumig werden.

diese gewaltsame Verhinderung der Krümmung werden wieder neue, grösstentheils unbekannte Reizfactoren und mechanische Veränderungen in den Geweben geschaffen, auf die zum Theil Elfving schon bei der Beurtheilung der Wortmann'schen Streckungsversuche hingewiesen hat, deren Einfluss auf die Qualität und die Dehnbarkeitsverhältnisse der Membran aber aus den Versuchen Hegler's über Zugwirkungen und gerade für das Eingypsen aus den Untersuchungen Pfeffer's hervorgeht. Wie sehr die Dehnbarkeit der Membran lebender Zellen unter der Einwirkung von Spannungen und Entspannungen modifizirt wird, zeigt sich auch deutlich in der Angabe Pfeffer's, dass nach dem Aufenthalt in nicht plasmolysirender Salpeterlösung die Grasknoten andere Ausschlagswerthe ergeben als unmittelbar nach dem Entgypsen. Eine Erscheinung, die ich gelegentlich bei anderen Versuchen kennen lernte, dürfte ebenfalls unter diese Rubrik gehören und soll hier unter dem Vorbehalt genauerer Untersuchung einstweilen mitgetheilt werden.

Lässt man wachsende und dabei dehnbare turgescente Pflanzentheile welken, so kann man die schlaffen Organe bekanntlich leicht deformiren. Man kann dann einen vorher straffen spröden Stengel einer Keimpflanze buchstäblich um einen Finger wickeln, kann ihn falten, rollen u. dgl. Bringt man nun derartige deformirte Pflanzentheile frei und lose in reines Wasser, so stellt sich mit dem Turgor alsbald die ursprüngliche Form wieder her. Anders ist es jedoch, wenn man gewelkte oder plasmolysirte Organe beim Einbringen in Wasser mechanisch zwingt, die Deformation während der Rückkehr des Turgors beizubehalten. Schon wenn man unmittelbar nach der Wiederherstellung des Turgors den mechanischen Zwang entfernt, kehrt der Pflanzentheil nicht mehr in seine ursprüngliche Form zurück sondern behält die ihm aufgezwungene Gestalt mehr oder weniger dauernd bei. Stengel, die welk um einen Bleistift gewickelt wurden, bleiben spiral gewunden wie die einer Schlingpflanze, winkelig zusammengelegte bleiben winkelig gebogen, gefaltete Blätter erhalten sich wellig gefaltet und gerollte Blattspreiten behalten die Rollung wenigstens längere Zeit bei. Das ist aber nur so möglich, dass die Dehnbarkeit der Membranen auf der concaven und der convexen Seite Veränderungen erfahren hat, welche bei der Kürze der Zeit und in Anbetracht der Verhältnisse wohl kaum auf Wachsthumsvorgänge zurückzuführen sind. Dass sichtlich verringerte Höhe des Turgordruckes nicht die Ursache der geringeren Wiederdehnung auf der Concavseite ist, stellte ich dabei wiederholt fest.

Aus alledem geht aber die Nothwendigkeit hervor, die Beugungsversuche, welche die durch den Richtungsreiz veränderte Dehnbarkeit offenbaren sollen, an möglichst wenig gestörten Organen und zu Beginn der Krümmung vorzunehmen. Alle Complicationen der Behandlung, wie sie z. B. durch das Eingypsen gegeben sind, werden sich als grössere oder kleinere Störungen dabei geltend machen.

Die eingehenden und ergebnissreichen Untersuchungen von Pfeffer über die bei der geotropischen Krümmung der Grasknoten, vorzugsweise activen Gewebselemente, liefern uns aber werthvolle feste Anhaltspunkte zur Beurtheilung einer Erscheinung an gekrümmten Knoten, auf die sich Kohl als Beweis für die Richtigkeit seiner Hypothese berufen hat. Kohl weist auf die bekannte Thatsache hin, dass an stark gekrümmten Grasknoten die äusseren Gewebeschichten der Convexseite zuweilen durch Querspalten eingerissen sind [1]) und schliesst daraus mit Recht auf die passive Dehnung dieser Gewebe. Wenn er dabei aber die dehnende Kraft ausschliesslich in der Contraction der Concavseite suchen zu müssen glaubt, so ist dem entgegenzuhalten, dass dasselbe Ergebniss durch die active Streckung innerer Gewebe auf der Convexseite erreicht werden kann. Die Untersuchungen von Pfeffer lehren, dass dies hier in der That zutrifft. Die Querrisse treten übrigens meinen Erfahrungen nach nur in älteren Knoten und zumal bei gewissen Gräsern (Alopecurus pratensis u. a.) auf und zwar schon bei ganz geringen Krümmungen, während junge Grasknoten Beugungen von 120—135 Bogengraden ausführen, ohne derartige Risse zu zeigen.

Uebrigens gibt Kohl selbst zu, dass sich die geotropischen Krümmungen der Grasknoten durch seine Contractionshypothese allein nicht wohl erklären und verstehen lassen. Er sagt p. 49: „Ich halte es daher nicht für ausgeschlossen, dass bei den Grasknoten durch active Betheiligung des Gewebes der Convexseite die Energie des Krümmungsmechanismus vergrössert wird, deutet darauf doch das gesteigerte Wachsthumsbestreben hin, welches sich durch Wulstbildung an der Unterseite zu erkennen gibt, wenn horizontal gelegte Grasknoten gewaltsam an der Bewegung gehindert werden.“ Auch Wortmann musste bekanntlich den Grasknoten eine Ausnahmestellung einräumen, um seine Theorie denselben gegenüber aufrecht erhalten zu können.

---

1) Ein ähnliches Einreissen der Convexseite ist bei den Strünken von Hutpilzen bekannt. (Noll l. c. p. 506.)

Es wird Gelegenheit gegeben sein, noch einmal auf die Grasknoten zurückzukommen bei der Discussion der Frage über den Wachsthumsmodus der Membranen, der ich mich, veranlasst durch das pag. 59 citirte Bedenken von Pfeffer, in den folgenden Abschnitten zuwende.

In meiner genannten Arbeit habe ich plastische Dehnung der qualitativ veränderten Membran als den Wachsthumsmodus angenommen, welcher die Reizkrümmung veranlasst. Ich sah mich zu dieser Auffassung durch die fortschreitenden Beobachtungen und Versuche nachträglich genöthigt, nachdem ich vorläufig die Frage nach der Art des Membranwachsthums noch offen gelassen hatte. Die Beugungsversuche allein sagen ja auch, wie Pfeffer betont, über die nächste Ursache der erhöhten oder verminderten Dehnbarkeit nichts aus. Diese könnte ja sowohl mit Intussusceptionswachsthum irgendwie zusammenhängen als auch die Ursache zu der plastischen Streckung der Membran sein. Anders gestaltet sich aber die Sache, wenn man die Ergebnisse der plasmolytischen Versuche und die mikroskopischen Messungen nebenbei in Betracht zieht und diese gaben als empirische Grundlage den Ausschlag für meine genannte Auffassung. Sie zeigen wenigstens das Eine unzweideutig, dass die Änderungen der Dehnbarkeit nicht allein auf Kosten eines hypothetischen Intussusceptionswachsthums gesetzt werden können. Aus den genannten Beobachtungen geht nämlich hervor, dass die Qualitätsänderungen, die bei der Verlängerung auftreten, von Anfang an verbunden sind mit einer nachweisbaren Verminderung der Membrandicke. Dieses Dünnerwerden der Zellwände ist eine nothwendige Folgeerscheinung, falls die Verlängerung derselben durch Dehnung zustande kommt. Sie steht aber keineswegs in nothwendiger Beziehung mit einem Wachsthum durch Einlagerung neuer Membrantheilchen; sie deutet jedenfalls auf eine Dehnung hin, die der Verlängerung durch eventuelles Intussusceptionswachsthum nicht Schritt hält. Fände das Längen- bezw. Flächenwachsthum der Membranen durch Einlagerung neuer Theilchen in der Längsrichtung statt, dann wäre kein absehbarer Grund für eine gleichzeitige auffällige Verdünnung der wachsenden Membran vorhanden. Es könnte im Gegentheil nebenher eine Verdickung durch Einlagerung in radialer Richtung stattfinden. Keinesfalls aber würde die Einlagerung in der Längsrichtung nothwendig eine Verdünnung des so wachsenden Körpers zur Folge haben. Unmöglich und undenkbar wäre es freilich nicht, dass die besondere Art, in welcher die Einlagerung stattfände, eine Zerrung und Dehnung

in der Längsrichtung nach sich ziehen würde unter dem Auftreten innerer Spannungserscheinungen. Das müsste beispielsweise geschehen, wenn nur einzelne Schichten und Schalen der Membran activ sich verlängerten und die anderen dabei passiv mitrissen. Die Zugwirkung dieser activ wachsenden Schichten würde dann die passiv wachsenden Membrantheile ebenso mechanisch dehnen und verlängern, wie es u. a. die Turgorkraft thut. Mit der Verlängerung wäre dann auch eine Verdünnung der nicht activ wachsenden Schichten verbunden. Abgesehen von anderen Umständen, welche diese Art des Wachsthums in Membranen dünnwandiger Parenchymzellen unwahrscheinlich machen, dürfte unter solchen Umständen die Dehnbarkeit der passiven Membranschichten bei hinzukommendem äusseren Zug aber ebensowenig erhöht sein, wie in einem schon in starker Zugspannung befindlichen Kautschukbande. Aber auch die von Pfeffer beschriebene völlige Entspannung der Membranen eingegypster Gewebe macht diese Annahme partiellen Intussusceptionszuwachses nicht wahrscheinlich. Denn unter diesen Umständen dürfte die Turgorspannung nur aus der activ wachsenden Schicht verschwinden; es müsste in den passiv gedehnten eine Zugspannung erhalten bleiben, die bei der Aufhebung des Zellenturgors nothwendig und stets zu einer elastischen Verkürzung der Membran führen müsste. Ausserdem wäre dann auch ein Flächenwachsthum unter positiver Spannung gegeben, wie es bis jetzt noch nicht sicher beobachtet werden konnte und von dem nicht recht einzusehen wäre, warum es gerade dann erlischt, wenn der letzte Rest der Turgorspannung ausgeglichen ist.

Jede andere Vorstellungsweise, welche Dehnung und Verdünnung ursächlich mit irgendwie gearteter Intussusception verknüpft, stösst mutatis mutandis doch immer wieder auf dieselben Schwierigkeiten. Ich halte es unter den gegebenen Verhältnissen, der empirisch festgestellten Dehnungszunahme und der gleichzeitigen Verdünnung der Membranen, demnach um so mehr für gerathen, den natürlichsten Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen und der Wachsthumsmechanik anzunehmen, als der entsprechende Wachsthumsmodus hinreicht, alle bis jetzt bekannten Eigenschaften der Membranen wachsender Parenchyme zu erklären. Dass auch die durch Pfeffer bekannt gewordene völlige Membranentspannung nicht zu einem Intussusceptionswachsthum zwingt, soll weiter unten ausführlich dargelegt werden.

Sollten späterhin aber noch Thatsachen bekannt werden, welche mit dem Dehnungswachsthum der Parenchymzellmembranen nicht

harmoniren, so wäre diese Vorstellung entweder zu modificiren oder durch eine andere zu ersetzen, was jederzeit um so leichter und störungsfreier geschehen könnte, als es sich bei der Unbekanntschaft mit den betreffenden Vorgängen im Einzelnen und Kleinen nur um mehr oder weniger theoretische Vorstellungen handelt, die wir den feststellbaren Thatsachen ergänzend anpassen, ohne an den letzteren etwas zu ändern. Als Thatsache steht aber nach den bisherigen Beobachtungen fest, dass bei den Wuchskrümmungen die Wände der Convexseite zunächst dehnbarer, dann während der Streckung dünner und, wie wir noch sehen werden, relativ ärmer an Trockensubstanz werden.

Es mag immerhin sein, dass neben dem Dehnungszuwachs der Membran, neben dem sog. passiven Wachsthum auch ein actives durch Einlagerung nebenher geht. Der Beweis, dass Intussusception als Begleiterscheinung völlig ausgeschlossen ist, lässt sich bis jetzt ebensowenig erbringen wie der Nachweis wirklich stattfindender Einlagerung. Denn die spätere regulatorische Verdickung der dünn ausgezogenen Membranen kann ebensowohl durch Apposition neuer Schichten erreicht werden und wird in concreten Fällen, wie man weiss, thatsächlich so bewerkstelligt.

Was der Annahme des Dehnungswachsthums bisher hauptsächlich im Wege stand, war die Art, wie man sich diesen Streckungsmodus zustande kommend dachte. Entweder stellte man sich eine, die Elasticitätsgrenze überschreitende Kraft der Dehnung vor und schloss aus dem nachgewiesenen Mangel einer so hohen Dehnkraft auf die Unmöglichkeit des Dehnungswachsthums oder man dachte an die theilweise Aufhebung der inneren elastischen Gegenwirkung durch ein Erweichen oder Quellen der Membransubstanz und glaubte mit dem Nachweis, dass ein solches Erweichen nicht eintritt, auch die plastische Dehnung in bestimmten Fällen ausgeschlossen zu haben. So spricht Pfeffer anlässlich der Entspannungen (Druck- und Arbeitsleistung p. 433) von einer im Falle passiven Wachsthums vorauszusetzenden Herabminderung der Elasticität „die ungemein weit, ja bis zu breiartiger Consistenz gehen müsste, wenn sie ermöglichen sollte, dass die auf ein Minimum reducirte Turgorspannung ein Wachsthum der Zellhaut herbeiführt. Ich glaube, dass eine solche Annahme Niemand wagen wird und unterlasse es desshalb auszumalen, zu welchen absonderlichen Consequenzen eine solche Voraussetzung führt, mit der unerbittlich die Forderung verknüpft ist, dass die hohe Elasticität mit dem Hinwegräumen der Widerlage augenblicklich zurückgebildet wird.“

Starke Zugwirkungen über die Elasticitätsgrenze hinaus oder Erweichung der Substanz sind ja sicherlich Mittel, um vorhandene Spannungen und Formverhältnisse aufzuheben oder zu verändern; die Erweichung oder gar Verflüssigung ist wohl das radikalste Mittel, um dieses Ziel zu erreichen, aber sie sind doch keineswegs die einzigen Mittel, die zu diesem Erfolge hinführen können.

Diejenigen Forscher, welche das Ueberschreiten der Elasticitätsgrenze verlangen, rechnen nicht mit anderweitigen Qualitätsänderungen der Membran. Will man dagegen die Aufhebung der elastischen Spannung bei gleichbleibendem oder verändertem Zuge nur von einer Erweichung abhängig machen, dann rechnet man nur mit einem Wege, auf welchem eine Qualitätsänderung herbeigeführt werden kann. Es braucht jedoch nur an die allmähliche Entspannung eines hölzernen gespannten Schiessbogens oder an die Entspannung einer nicht dauerhaft gehärteten gespannten Messingfeder erinnert zu werden, um eine Art der Entspannung vorzuführen, welche weder durch die Ueberschreitung der bei der Spannung zunächst gegebenen Elasticitätsgrenze, noch durch Erweichung des Materials, noch auch durch Einlagerung neuer Substanztheilchen hervorgerufen wird. Die im gespannten Körper wirksamen elastischen Kräfte, also die bei der Dehnung gespeicherte Kraft, welche bei einem nur plastisch dehnbaren Körper sofort die bleibende Deformation bewirkt hätte, liefert hier die Energie zum allmählichen Ausgleich der inneren Spannungen, also wohl zu bestimmten inneren Umlagerungen, wodurch die aus der ursprünglichen Gleichgewichtslage gebrachten Theile eine entsprechende neue Gleichgewichtslage annehmen. Zu solcher Entspannung sind manche Hölzer und manche Metalle mehr geneigt als andere und dasselbe Material kann durch äussere Einwirkungen wie Hitze, Trockenheit u. dgl. veranlasst werden, die innere zur Entspannung führende Umlagerung oder Fixirung zu beschleunigen. Wir haben es also hier bei den genannten Objecten mit bekannten Erscheinungen zu thun, wo die Entspannung nachweisbar weder durch Erweichung oder sonstige Consistenzänderung, noch durch Einlagerung neuer Stofftheilchen von aussen her erfolgt. Was uns die Bekanntschaft mit diesen elastischen Apparaten im Hinblick auf die Darlegungen von Pfeffer aber ganz besonders lehrreich erscheinen lässt, ist der Umstand, dass erneute Zugwirkungen an einem solchen selbstthätig entspannten Bogen augenblicklich einen elastisch spannbaren und elastisch rückwirkenden, durchaus festen Körper vorfinden. Von dieser Thatsache haben wir in der Jugend wiederholt Gebrauch gemacht, wenn wir den lange

vernachlässigten Bogen, den wir zu entspannen vergassen und dessen Sehne völlig schlaff geworden war, durch erneutes Beugen wieder spannungskräftig und schussbereit gemacht haben. Ebenso kann auch in gespannten Metallfedern die Herabminderung der elastischen Gegenwirkung bis auf Null, also bis zum völligen Schwinden jeder Spannung fortschreiten. Nach dem Verschwinden der elastischen Rückwirkung, die, wie gesagt, unter dem Einfluss gespeicherter Energie und vielleicht auch unter Zuhilfenahme secundärer äusserer Energiequellen (Wärme u. s. w.) vor sich geht und bis zum Werthe Null fortzuschreiten vermag, bleibt in den betrachteten Fällen eine plastische Deformation zurück, die selbst in ungespanntem Zustande befindlich, jederzeit und momentan durch neue äussere Kräfte elastisch gespannt werden können. Was hier aber in dem Holz oder in der Metallfeder geschieht, das kann in principiell ähnlicher Weise auch in der Membran lebender Pflanzenzellen sich abspielen und es könnte auch auf diese Weise durch dauernde Stoff-Umlagerung ein ungespannter Zustand erreicht werden, wie ihn Pfeffer nach dem Eingypsen beschreibt, ohne dass eine Verminderung der Cohäsien bis zu breiartiger Consistenz voranzugehen brauchte und ohne dass eine Stoff-Einlagerung Ursache der Entspannung sein müsste. Die Umwandlung der elastischen Zwangslage in eine neue ungespannte, aber elastisch spannbare Ruhelage braucht nicht auf einmal und im Ganzen zu erfolgen, sondern kann in kleinsten Schritten von Stufe zu Stufe allmählich ihr Ende erreichen [1]), ohne dass dabei die Consistenz der Membran eine merkliche Aenderung erfährt. Neben dieser schrittweisen Umwandlung aus der elastischen Deformation in eine plastische kann eine erneute elastische Spannung und Dehnung ständig durch Zugwirkungen hervorgebracht und unterhalten werden. Bei den genannten unvollkommen elastischen Gegenständen wirken diese beiden verschiedenen Deformationsursachen bei gleichbleibender Belastung ebenfalls zusammen und

---

1) Eine ähnliche schrittweise und desshalb durch grobe mechanische Versuche nicht auf einmal und in vollem Umfang nachzuweisende Veränderung in der Cohäsion, die alsbald wieder ausgeglichen wird, setzt Nägeli auch für sein Intussusceptionswachsthum voraus. „Für die Theorie der Intussusception genügt eine unendlich geringe Veränderung der Cohäsion in der Längsrichtung. Dieselbe veranlasst eine unendlich geringe Einlagerung, wodurch momentan das Gleichgewicht sich herstellt, das aber im nächsten Augenblick wieder gestört wird; darauf findet eine neue Einlagerung statt u. s. f. (Nägeli, Stärkekörner p. 281.) Wir brauchen nur für Einlagerung plastische Dehnung zu setzen, um diese Argumentation unserer Betrachtung einzufügen.

erreichen eine stets fortschreitende Längeveränderung des stets festen Materials.

Wenn eine allmähliche Umwandlung in der elastisch wirksamen Constellation der Stofftheilchen schon bei den genannten leblosen Materialien sich vollzieht, so dürfen wir dieselbe um so mehr bei den Membranen lebendiger Zellen suchen, da wir wissen, dass diese durch Einwirkungen des Plasmas in ihren Eigenschaften wesentlich verändert werden können und hochgradige Qualitätsänderungen dabei erfahren. Dass gerade die elastischen Eigenschaften der Membran der Variation sehr unterworfen sind, ist eine alte und allgemein bekannte Erfahrung. Soweit die Erscheinungen bis jetzt bekannt sind, scheint es aber einer Einwirkung des Protoplasmas zu bedürfen, damit der innere allmähliche Ausgleich der elastischen Spannung in der Membran erfolgen kann. Ohne diese Einwirkung scheinen die Membranen der wachsthumsfähigen Zone bei normaler Turgorspannung vollkommen elastisch zu sein und sie unterscheiden sich dadurch von den betrachteten auf die Dauer unvollkommen elastischen leblosen Gegenständen, die wir einleitend betrachtet haben, dass sie erst unter vitaler Einwirkung unvollkommen elastisch werden. Denn bei niederen Temperaturen und unter anderen das Wachsthum hemmenden Umständen bleibt die elastische Turgorspannung, so viel man weiss, längere Zeit unverändert.[1])

Dass die Umwandlung der elastischen in eine unelastische Deformation in der Pflanze von den Reizzuständen des Protoplasmas abhängig gemacht und von diesen regulatorisch beherrscht wird, ist aber eine Thatsache von so tiefgreifender Bedeutung für niedere wie höhere Pflanzen, dass wir hier wohl eine der phylogenetisch frühest erworbenen Eigenschaften behäuteter Zellen vor uns haben werden. Für diesen vitalen Eingriff scheint aber die Membran gewöhnlich durch eine grössere elastische Dehnungsfähigkeit (eine grössere Amplitude des elastischen Ausschlags) vorbereitet zu werden. Daraufhin weisen sowohl die angeführten Ergebnisse der Beugungsversuche als auch diejenigen der plasmolytischen Versuche, auf die noch ausführlicher eingegangen werden soll. Bekannt ist ja auch durch Sachs, Askenasy, Pfeffer u. A., dass die elastische Turgordehnung in der wachsthumsfähigen Zone im Allgemeinen am grössten ist.

Pfeffer fand z. B. in der wachsenden Zone von Fabawurzeln eine elastische Verkürzung bei der Plasmolyse zwischen 10—20 %, in ausgewachsenen Wurzelpartien nur eine Verkürzung von 0,5—1,5%.

1) Pfeffer, Energetik p. 240 u. ff.

Nur in der wachsthumsfähig gebliebenen Zone wird hohe elastische Dehnbarkeit bewahrt. (Druck und Arbeitsleistung pag. 310.) Askenasy wies die erhöhte Dehnbarkeit der wachsthumsfähigen Region bei Maiswurzeln[1]) nach, ja er konnte weiterhin die interessante Thatsache feststellen, dass bei den in der Nähe des Wachsthumsoptimums cultivirten Wurzeln die elastische Verkürzung um 1,5 % grösser ausfiel, als bei denen, die in niederer Temperatur gehalten wurden und langsamer wuchsen.

Bei einer freiwachsenden Zelle wird das Gleichgewicht der elastischen Spannung mit dem vorhandenen Turgor nach jedem plastischen Ausgleich derselben durch erneute Dehnung wieder hergestellt, die Zellhaut verlängert sich um diesen Werth und wird entsprechend dünner. Mit der daraus resultirenden Querschnittsverminderung wächst aber aus rein mechanischen Gründen die Amplitude der elastischen Dehnung allmählich mehr und mehr an, so dass eine wachsende, ihre Membran nicht durch Apposition regulatorisch verdickende Pflanzenzelle rascher an Ausdehnung gewinnt, als es ihrer unelastischen, in spannungslosem Zustande bleibenden Verlängerung entspricht (vgl. die plasmolytischen Befunde). Wie sehr gerade dieser Umstand zur Beschleunigung der begonnenen Krümmungsbewegung beiträgt, habe ich in meiner erwähnten Arbeit schon ausgeführt.

Es muss aber, um Missverständnisse zu vermeiden, betont werden, dass der durch schrittweise Umwandlung der elastischen Dehnung in eine plastische Deformation entstehende Zuwachs mit der Grösse der vorhandenen oder neu hinzukommenden elastischen Spannung nicht proportional zu sein braucht, dass letztere sehr gross sein kann, während der Zuwachs auf Null sinkt. Die elastische Dehnung bildet nur eine Vorbedingung für die Umwandlung der elastisch erreichten Deformation in eine plastische. Da plastische und elastische Dehnung keinerlei Proportionalität aufzuweisen haben, so fallen auch alle Argumentationen die man seit Nägeli bis in die neueste Zeit aus den Verhältnissen der elastischen Turgordehnung in verschiedenen Richtungen oder zu verschiedenen Zeiten gegen das Bestehen des plastischen Dehnungsvorgangs vorgebracht hat. (Vgl. Zimmermann Beiträge, zur Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle Heft II p. 173.) Wenn eine Knotenzelle von Chara trotz ihrer Turgordehnung nicht in die Länge wächst, eine Internodialzelle derselben Pflanze aber erhebliche Verlängerung erfährt, so kann aus dieser Thatsache kein Einwand gegen das

1) Askenasy, Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1890 p. 68 u. ff.

Wachsthum durch plastische Dehnung hergeleitet werden.[1]) Die bekannte und durch keine Beobachtung bisher in Frage gestellte Abhängigkeit des Längenwachsthums von der Turgordehnung findet bei der Annahme von Dehnungszuwachs aber ihre natürlichste Erklärung.

Haben wir es statt mit einer freiwachsenden Zelle mit einer zwar wachsthumsfähigen, aber in festem Widerlager eingeschlossenen Zelle zu thun, dann folgt dem schrittweisen Ausgleich der elastischen Spannung eben keine erneute elastische Dehnung. Es steht aber dem schrittweisen Ausgleich der elastischen Spannung im Inneren der Membran, der Umwandlung der elastischen Deformation in eine spannungslose plastische Deformation theoretisch durchaus nichts im Wege. (Auch in den genannten Schiessbogen und Metallfedern schreitet die völlige Entspannung unter steter Verminderung der Spannkraft bis zu Null fort, ohne Veränderung der Consistenz und ohne Einlagerung.) Nach völliger Entspannung hätte dann die Zellhaut im ungespannten Zustande genau die Dimensionen wie vorher im gespannten, würde aber durch neue Spannkräfte augenblicklich in den elastisch gespannten Zustand übergehen können, der sich bei freiwachsenden Zellen ständig in vollem Umfange wiederherstellt. Auch könnte alsbald nach der Befreiung aus der Zwangslage und mit dem Eintritt neuer elastischer Dehnung wieder erneute plastische Dehnung stattfinden, das heisst, das Längenwachsthum könnte sofort nach der Befreiung wieder aufgenommen werden, insofern die vitale Einwirkung durch das Plasma weiter erfolgt. Das Wachsthum müsste aber von dem Augenblick ab stille stehen, in dem die elastische Dehnung völlig ausgeglichen ist.

Intussusception, wie sie Pfeffer unter solchen Umständen für die eingegypste und sich entspannende Membran annehmen zu müssen glaubt (l. c. p. 431), halte ich daher für die Erklärung der beobachteten Thatsachen entbehrlich und wenn auch mit dem Sinken der elastischen Dehnung die Umwandlung in die plastische Deformation sich verlangsamen mag, so steht doch theoretisch und, wie die angeführten Beispiele zeigen, auch in concreten Fällen dem nichts im Wege, dass sie schliesslich bis zum völligen Schwinden der elastischen Spannung weiterschreitet. Die Nothwendigkeit der Intussusception

1) Wie wenig Schwierigkeiten es macht, mit Hilfe der plastischen Dehnung das Flächenwachsthum in bestimmten Richtungen, also z. B. das vorwiegende Längenwachsthum gegenüber der Umfangvergrösserung bei den Chareninternodien zu erklären, werde ich in einer späteren Publication darlegen und zeigen, dass in Bezug auf diesen Punkt die Intussusceptionslehre keinerlei Vorzug verdient.

ist durch den von Pfeffer geschilderten Sachverhalt noch nicht unzweifelhaft erwiesen. Die Einlagerung würde erst dann als bewiesen gelten können, wenn das Flächenwachsthum im völlig entspannten Zustande weitere Fortschritte machte und zu Faltungen und Wellungen Anlass gäbe. Gerade hier lässt uns aber die Beobachtung im Stich. Ueber die Entspannung hinaus konnte kein Flächenwachsthum unzweifelhaft nachgewiesen werden; es hört merkwürdigerweise gerade in dem Augenblicke auf, wenn es nach der Dehnungslehre aufhören muss.

Pfeffer hält zwar ein Flächenwachsthum über die Entspannung hinaus in einzelnen Fällen für wahrscheinlich, denn es seien manchmal Andeutungen von Wandfaltungen zu beobachten. Pfeffer hebt dabei aber ausdrücklich hervor, dass er solche nicht sicher ermitteln konnte (Druck- und Arbeitsleistung p. 320) oder dass die derzeitigen Erfahrungen unzureichend sind, um diese wichtige Frage zu entscheiden. (Ebenda p. 432.) — Dass aber das Auftreten von Wandfaltungen allein keineswegs schon als Beweis für ein Intussusceptionswachsthum angesehen werden darf, spricht Pfeffer in seiner Energetik (pag. 246) sehr bestimmt mit folgenden Worten aus: „Zunächst möchte ich nochmals daran erinnern, dass in einem positiv gespannten Gewebe die Zellhaut erhebliche Turgordehnung besitzen kann, dass aber ein Mangel der letzteren, sofern er durch Thätigkeit der Zelle selbst erreicht wurde, ein actives Flächenwachsthum der Haut beweisen würde. Eine derartige Entspannung ist bis dahin nicht völlig sicher gestellt, folgt auch nicht aus der einfachen Existenz von Wandfaltungen, die u. a. auch nach vollendetem Wachsthum der Zelle durch eine von antagonistischen Geweben ausgehende Compression entstehen können. Aus eigener Thätigkeit hervorgehende Entstehung solcher Faltungen vermag wiederum nicht schlechthin einen Beweis für Wachsthum durch Intussusception zu liefern, da auch eine durch Quellungszunahme erzielte locale Flächenvergrösserung zu Ausbiegungen der Zellwand führen kann. Dabei ist zu beachten, dass bei Realisirung einer solchen Ausbiegung in einer zwei gleich turgescente Zellen trennenden Wand eine Arbeit zur Ueberwindung des Turgordruckes nicht zu leisten ist.“

Es braucht hier auch nur an die Entstehung der gewellten Membranstreifen in der Endodermis von Wurzeln erinnert zu werden, die bekanntlich der Volumvergrösserung beim Verkorkungsprozess zugeschrieben werden. Aber auch Turgorschwankungen in benachbarten Zellen könnten zu Faltungen von ursprünglich einseitig vor-

gewölbten Trennungswänden Anlass geben, und dergleichen Momente, die unter Ausschluss echten Intussusceptionswachsthums[1]) doch zu Faltungen der Zellwände führen müssten, liessen sich noch mehr vorstellen.

Wenn uns aber das natürliche Verhalten der Membran gerade in einem wichtigen und entscheidenden Moment den Beweis für eine Intussusception schuldig bleibt, und so ausfällt, wie es bei dem Wachsthum durch plastische Dehnung ganz natürlich erscheint, so ist daraus allerdings noch kein sicherer Beweis gegen das Intussusceptionswachsthum zu entnehmen. Pfeffer hebt das auch wiederholt ausdrücklich hervor, mit dem Hinweis, dass das Wachsthum ein regulatorisch geleiteter complexer Vorgang sei, der nach erreichter Entspannung der Zellhaut correlativ sistirt werden könne und dass der Turgor vielleicht auch als eine formale Bedingung des Wachsthums in Betracht käme, so wie beispielsweise die Wärme, mit welcher ja ebenfalls das Wachsthum steige und falle. (Energetik p. 219, Druck- und Arbeitsleistung p. 437.) Diese Art der Abhängigkeit ist ja möglich und muss, so lange das Gegentheil nicht erwiesen ist, in Erwägung gehalten werden; andrerseits ist aber nicht zu verkennen, dass in der Wärme beispielsweise ein Factor gegeben ist, welcher das Protoplasma in allen seinen Lebensverrichtungen sehr wesentlich beeinflusst, während das für den Turgor nicht feststeht. Die Plasmaströmungen sieht man bei aufgehobenem Turgor eine Zeit lang ungestört fortbestehen, auch die Membranbildung wird bei contrahirten Protoplasten nicht aufgehoben. In den eingegypsten Pflanzentheilen tritt während und nach der Entspannung aber überhaupt keine Aenderung des Turgordruckes dem Protoplasma gegenüber auf; dasselbe verbleibt unter dem gewohnten, oder in den Fällen, wo nach Pfeffer Turgorsteigerung eintritt, sogar unter erhöhtem Turgordrucke. Es bliebe also nur die Turgorspannung in der Haut selbst als formale Bedingung für die Intussusception übrig. Wie dies der Fall sein sollte, ist aber um so weniger einleuchtend, als auch die ungespannte Haut für Membranlösungen kaum weniger permeabel sein dürfte als kurz vor völliger Entspannung und weil die Ausscheidungsenergie über Kräfte verfügt, gegenüber welchen die der

---

1) Unter echtem Intussusceptionswachsthum verstehe ich hier die Einlagerung gleichartiger membranbildender Theile in die vorhandene Zellwand im Gegensatz zur Einlagerung von Wasser, Mineralsubstanzen, Cutinstoffen und dergl., deren Aufnahme in weiterem Sinne auch als Intussusception gelten muss, nicht aber unter den Begriff des Intussusceptionswachsthums im Sinne Nägeli's fällt.

Turgorenergie äusserst geringfügig sind (Druck- und Arbeitsleistung p. 435, Energetik p. 175.) — Gegen die Annahme, die man noch machen könnte, dass in derselben Zeit als die Entspannung eintritt, auch das Protoplasma, von dem ja das Wachsthum beherrscht wird, unter den abnormen Bedingungen des Versuchs allmählich in einen Zustand der Unthätigkeit, der Lähmung, verfalle, spricht aber die von Pfeffer festgestellte Thatsache, dass unmittelbar nach erfolgter Entgypsung das Wachsthum sofort wieder einsetzt. „Denn an die Wiederherstellung der normalen Hautspannung muss unmittelbar das Wachsthum anschliessen, da die mikrometrische Messung zu keiner Zeit einen Stillstand in der Verlängerung zu erkennen vermag.“ (Arbeitsleistung p. 352.) Wäre das Protoplasma in dem stationären Zustand bezüglich seiner Wachsthumsverrichtungen einem Starrezustand verfallen gewesen, so wäre für die Wiederaufnahme dieser Function doch das Verstreichen einer kürzeren oder längeren Erholungsfrist, analog dem Uebergang aus anderen Starrezuständen, zu erwarten gewesen. Da die vitalen Functionen des Plasmas, welche das Wachsthum ermöglichen, während der Entspannung also augenscheinlich unverändert erhalten bleiben, so steht die Aufnahme des Wachsthums mit der Wiederkehr der Turgordehnung im einfachsten und natürlichsten Einklang mit der Dehnungshypothese, während kaum reale Anhaltspunkte zu finden sein dürften für die Einsprüche, die zu Gunsten der Intussusception zu erheben wären.

Wenn nach alledem auch die Möglichkeit, dass Intussusception beim Wachsthum der Parenchymzellen nebenher eine Rolle spielt, nicht ausgeschlossen werden kann, weil es nicht möglich ist, die Vermehrung der Wandsubstanz nach ihrer Herkunft genau genug zu controlliren und weil andrerseits die Intussusceptionslehre theoretisch über einen so weiten Spielraum verfügt, dass man damit fast alles hypothetisch erklären und construiren kann, so weisen doch diejenigen wahrnehmbaren Erscheinungen an wachsenden Zellen höherer Pflanzen, welche Rückschlüsse auf den Wachsthumsmodus der Membran gestatten, auf den Dehnungsmodus positiv hin. Keine einzige aber zwingt zur Annahme der Intussusception, auch nicht die Entspannungserscheinungen, wie wir gesehen haben. Wir stehen also, was die hier in Frage kommenden Objecte betrifft, noch auf dem von Strasburger am Schlusse seines Buches „Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute“, 1889 treffend gekennzeichneten Standpunkte, nämlich „dass augenblicklich die Sache so steht, dass bei ergiebigem Flächenwachsthum der Membranen für bestimmte Fälle

eine Dehnung und Sprengung der vorhandenen und die Apposition neu gebildeter Membranlamellen sicher gestellt ist, während der Nachweis eines ausgiebigen Flächenwachsthums durch Einschaltung neuer Substanztheile in schon vorhandene Lamellen noch zu führen ist“[1]).

Dass die Beobachtungen, die man bei den Wuchskrümmungen machen kann, ebenfalls auf Dehnungsvorgänge positiv hinweisen, wurde bereits kurz angedeutet und soll im Folgenden noch etwas ausführlicher behandelt werden. Es wurde bereits erwähnt, dass die Verdünnung der Convexmembranen während der Krümmung auf Dehnungsvorgänge schliessen lässt und es wurden die Schwierigkeiten hervorgehoben, denen man begegnet, wenn man diese Dehnungen durch Intussusceptionsvorgänge erklären wollte.

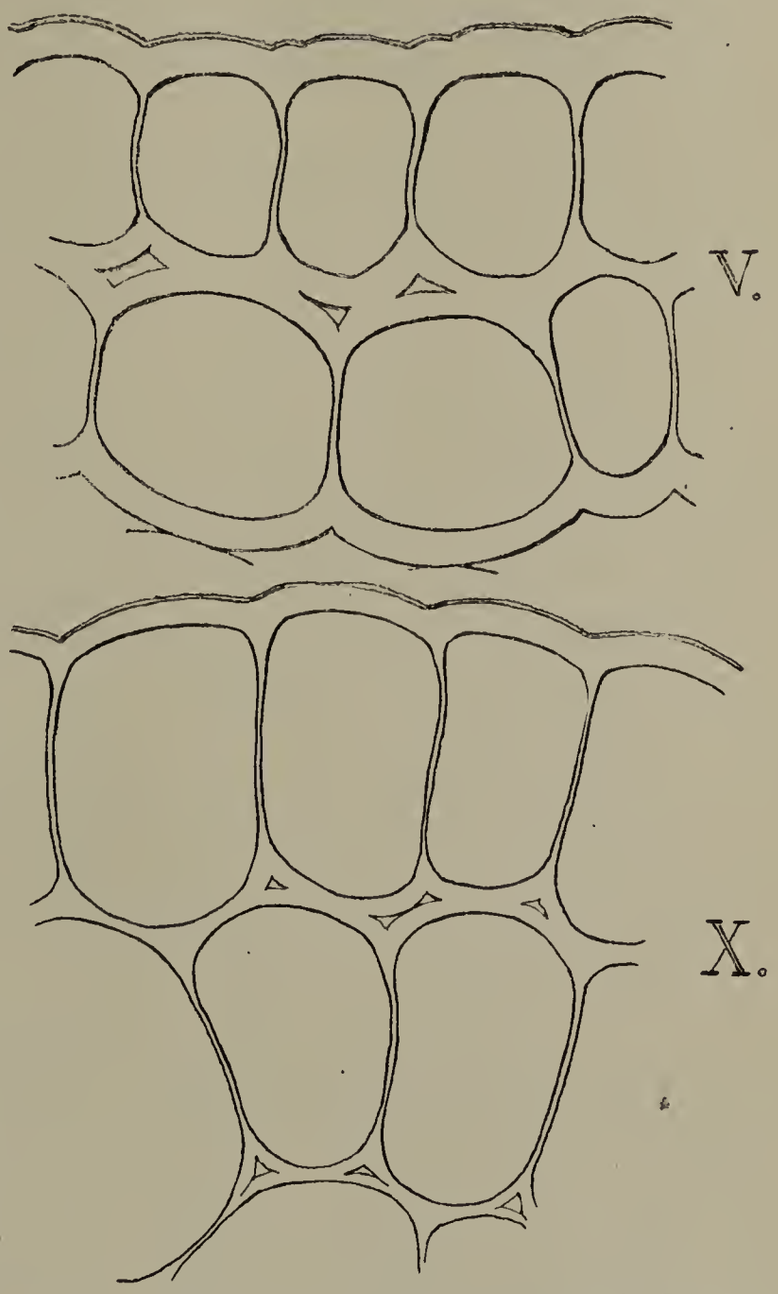


Fig. 2. Epidermis und collenchymatische Rindenzellen aus der geotropisch gekrümmten Region eines Keimstengels von Vicia Faba. V. Zellen der Concavseite, X. solche der Convexseite. Die Keimungsradien verhielten sich annähernd wie 1 : 2. Die Wanddicken sind mittels Zeichenapparat genau widergegeben.

Was die Feststellung der Verdünnung zunächst angeht, so kann ich mich zunächst auf meine mikroskopischen Messungen berufen, die zum Theil in meiner genannten Abhandlung publicirt sind (l. c. p. 526). Ich stellte damals durch mikrometrische Messungen fest, dass die Convexmembranen nicht nur relativ dünner sind als die Concavmembranen, sondern auch, dass sie absolut dünner werden als sie vor der Krümmung waren. Beide Beobachtungen wurden von Kohl durch neue Messungen bestätigt; die genauen Zeichnungen, die Kohl auf Taf. III,

1) Strasburger. l. c. p. 167.

Fig. F a u. b für Pisum gibt, stimmen in den einschlägigen Verhältnissen vollkommen mit den Bildern überein, die ich bei Vicia Faba u. a. Pflanzen erhielt (Fig. 4, p. 527). Da die Dicke der Membranen vor der Krümmung nicht ganz genau bekannt ist, so kann nicht entschieden werden, ob die Quercontraction der Längendilatation für die unveränderte Dichtigkeit entspricht. Dass die Verdünnung oft nicht so ansehnlich ausfällt, wie man nach der Verlängerung erwarten sollte, kann auf neuen Schichtenbildungen, aber auch auf Quellungserscheinungen beruhen, die namentlich beim Collenchym oft deutlich nachweisbar werden. Zudem ist der Poisson'sche Coëfficient, der das Verhältniss von Längendilatation zur Quercontraction für bestimmte Substanzen angibt, für die Zellmembranen noch nicht genügend bekannt. Daran ist aber nicht zu zweifeln, dass zumal bei rasch verlaufenden starken Krümmungen die Verdünnung der Convexmembranen auffällig hervortritt. Verdünnungen auf die Hälfte oder ein Drittel der ursprüglichen Membrandicke, wie sie bei einzelligen und mehrzelligen Pflanzentheilen zu beobachten sind, schliessen jede Täuschung aus. (Vgl. Fig. 2.)

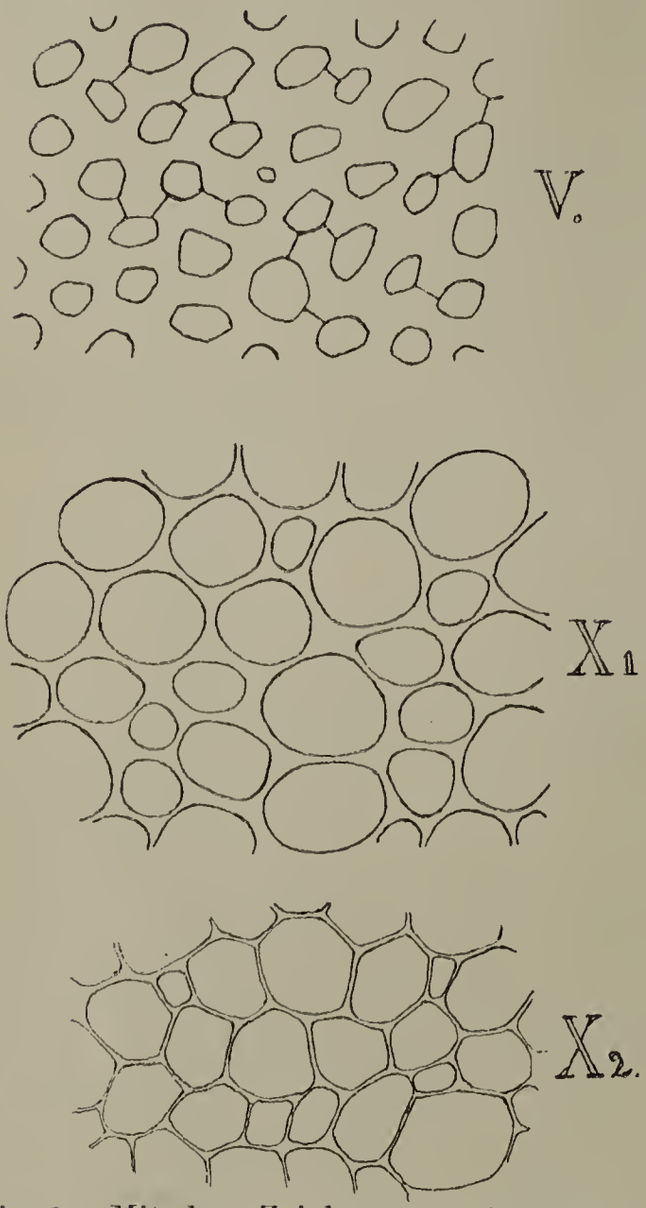


Fig. 3. Mit dem Zeichenapparat genau widergegebene Zellnetze aus der Collenchymscheide der Gefässbündel im Knoten von Digitaria spec. Bezüglich der Details, die nicht eingezeichnet wurden, vergl. den Text.

V. Wandconturen aus einem Collenchymbündel der Concavseite. (Das Collenchym des ruhenden Knotens zeigt dasselbe Bild.)

X_1. Wandconturen aus einem Collenchymbündel der Convexseite im selben Knoten.

X_2. Wandconturen aus einem Collenchymbündel der Convexseite eines anderen stärker gekrümmten Knotens.

Um die durch Gewebespannungen eventuell veranlassten passiven Dehnungen möglichst auszuschliessen, untersuchte ich noch die Veränderungen, welche an dem Collenchym der convexen Seite von Grasknoten vor sich gehen. Für dieses Gewebe hat Pfeffer kürzlich

exact nachgewiesen, dass es durch Gewebespannung nicht über die Elasticitätsgrenze hinaus verlängert wird und dass durch sein actives Wachsthum die Krümmung der Grasknoten erst ermöglicht wird. Schnitte durch stark gekrümmte Grasknoten, die ihre geotropische Bewegung noch nicht vollendet hatten, zeigten mir nun ausnahmslos starke Unterschiede im Aussehen des Collenchyms auf den antagonistischen Seiten:

1. Das Collenchym der Convexseite zeigte erheblich dünnere Wände als das der Concavseite (Fig. 3 V, u. X). Bei stark gekrümmten Knoten ist das Verhältnis wie 1 : 2 oder gar wie 1 : 3. In Fig. 3, X_2 ist das ursprünglich dickwandige Collenchym kaum mehr als solches zu erkennen.
2. Die Collenchymstränge der Concavseite hatten ihre stark lichtbrechenden hellglänzenden Membranen bewahrt; die gestreckten Collenchymstränge der Convexseite hatten dagegen an dem charakteristischen Glanz ihrer Membranen viel verloren. Während erstere im Schnitt hell aufleuchteten, erschienen die letzteren matter und oft ganz glanzlos. Die Convexmembranen sind augenscheinlich relativ substanzärmer geworden. — Selbstverständlich muss bei dieser Feststellung auf eine mögliche Täuschung durch verschiedene Dicke des Schnittes geachtet werden. Diese Täuschung wurde dadurch vermieden, dass entweder Mikrotomschnitte durch Paraffinmaterial verwandt wurden, oder bei Freihandschnitten die Schnittdicke beiderseits gemessen wurde. Die Messung wurde einfach in der Weise vorgenommen, dass der Schnitt in verticaler Stellung an die befeuchtete Längskante eines Objectträgers durch Capillarattraction festgeklebt und seine scheinbare Dicke mittels Zeichenapparat auf Papier übertragen wurde, nachdem einmal die Concavseite, dann die Convexseite dem Objectiv zugekehrt war. So wurden Vergleichswerthe erhalten, die an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Selbst dann, wenn an misslungenen Schnitten die Convexseite einmal viel zu dick ausgefallen war, schien das beschriebene Bild kaum verändert. Die Lumina der Collenchymzellen, die auf der Concavseite eng und meist eckig sind, findet man auf der Convexseite stark erweitert und abgerundet. Die auf der Concavseite deutlich hervortretenden engen Tüpfel sind auf der Convexseite schwer wiederzufinden, sie erscheinen aber nicht in dem Maasse erweitert, wie man es gemäss der Flächenvergrösserung der ganzen Membran erwarten sollte. Während die Wandung der Collenchymzellen nach der Behandlung

mit Kalilauge auf der Concavseite, wenigstens in den meisten Fällen, ziemlich gleichmässig dicht erschien, hob sich in denen der Convexseite eine innere glänzende Lamelle meist scharf von der übrigen Wandsubstanz ab. Diese dichteren Innenschichten benachbarter Zellen stossen an manchen Stellen unmittelbar aneinander, ohne noch von der collenchymatischen Substanz zwischen sich zu lassen.

3. Bei der Einwirkung von Chlorzinkjod geben die Concavmembranen prächtige intensive Cellulosefärbung; die Convexmembranen dagegen färben sich schmutzig grauviolett bis gelblich. (Ganz dieselben Farbennüancen machen sich in den Rindenparenchymzellen stark gekrümmter Knoten auf den entsprechenden Seiten bemerkbar.) Die den Kreis schliessenden Collenchymbündel vermitteln durch allmähliche Abtönungen die beiden Farbenextreme der antagonistischen Seiten. — Die dicken Membranen des Concavcollenchyms färben sich in anderen Tinktionsmitteln weniger intensiv als die verdünnten Convexmembranen. Wirkt verdünnte Schwefelsäure auf Schnitte, die mit Congoroth gefärbt sind, so behält das Concavcollenchym röthlichen Thon bei, während das Convexcollenchym sofort blauviolett wird. Aehnliche Abweichungen in Farbreactionen liessen sich noch in grösserer Zahl anführen.

Dass die genannten Unterschiede im Verhalten der antagonistischen Seiten einzig und allein durch Veränderungen in den Convexmembranen hervorgerufen sind, nicht aber durch nachträgliche Umwandlungen in der Concavseite (wie sie beispielsweise Wortmann in gewaltsam gestreckten Stengeln auffand), geht erstens einmal aus dem Vergleiche gekrümmter Grasknoten mit nicht gekrümmten hervor, dann aber auch aus der Untersuchung solcher Knoten, die sich durch erfolgte Rückbiegung nach starker Krümmung wieder gerade gestreckt hatten. In diesem Falle war das Collenchym auf den antagonistischen Seiten völlig übereinstimmend und zwar so verändert, wie in der Convexseite einseitig gekrümmter Knoten.

Es steht also fest, dass das Collenchym bei seinem Wachsthum diese auffallenden Veränderungen erleidet. Es ist aber nicht recht einzusehen, wie alle diese Erscheinungen in einen natürlichen Zusammenhang mit Intussusceptionswachsthum zu bringen wären. Wüchse das Collenchym der Convexseite durch Einlagerung neuer gleichartiger Micelle in die collenchymatische Membran, so ist erstens kein ausreichender Grund für die Verdünnung zu finden, zweitens steht die relative Substanzverarmung der wachsenden Mem-

branen in keinem ersichtlichen theoretischen Zusammenhang mit dieser Vorstellung und drittens steht die beobachtete veränderte Reaction gegen Jod-Chlorzink vom Standpunkte dieser Theorie aus nicht in Beziehung zu den Wachsthumsvorgängen.

Wollen wir aber die Frage, welche Vorstellung diesen beobachteten Thatsachen am besten und natürlichsten entspreche, beantworten, verfahren wir also so wie die anderen empirischen Wissenschaften bei Aufstellung ihrer hypothetischen Vorstellungen es allgemein thun, so dürfen wir uns um so mehr für die Dehnungsmechanik entscheiden, als zwingende Gründe für die Intussusception, wie wir gesehen haben, bei den betrachteten Wachsthumserscheinungen nicht vorliegen.

Mit der Dehnung steht aber die Verdünnung im natürlichsten Zusammenhang, ebenso auch die stoffliche Veränderung in der wachsenden Membran. Denn wenn die Aenderungen in elastischer und plastischer Dehnbarkeit der Membran vom Plasma aus veranlasst und regirt werden, so ist die Annahme kaum zu umgehen, dass die Membran bei dieser Einwirkung stofflich irgendwie verändert werde; Aenderungen in der physikalischen Einwirkung, in Druckschwankungen oder sonst in Betracht kommenden Aeusserungen sind beim Wachsen wenigstens bis jetzt nicht nachgewiesen. Die procentische Abnahme der Trockensubstanz, wie sie in der verminderten Lichtbrechung und Dichte der collenchymatischen Substanz wohl zum Ausdruck kommt, ist wahrscheinlich durch Wasseraufnahme zu erklären, also durch eine Art Quellung.[1]) Dabei ist aber zu beachten, dass nach den Messungen Pfeffer's die elastische Gegenwirkung der verlängerten Collenchymbündel gegen Zugkräfte sich nicht merkbar verringert; daraus würde hervorgehen, dass hier eine Art der Quellung (vielleicht nur in der Querrichtung) vorliegt, welche die Consistenz der Membran in der Längsrichtung nicht wahrnehmbar herabmindert.

Ob die beschriebene dichtere Innenschicht der Collenchymmembranen, die bei verlängerten Bündeln meist deutlich hervortritt, eine neu apponirte und stofflich noch abweichende Lamelle ist, oder als besonders differenzirter Theil der Membran erhalten bleibt, habe ich nicht genau genug untersucht, um mir darüber ein festes Urtheil zu

---

1) Auch Hegler gibt l. c. p. 31 eine starke auf der Convexseite auftretende Verquellung der collenchymatischen Bündel an. — In unserem Falle ist die durch Quellung verursachte Volumzunahme aufgehoben durch die Verdünnung bei der Streckung.

bilden. Einzelne Beobachtungen sprechen eher für das erstgenannte Verhalten. Dass diese Innenschichten nicht durch Lichtbrechungen und -Reflexionen optisch vorgetäuscht werden, sondern wirklich vorhanden sind, lässt sich an Präparaten, in welchen das Collenchym quer durchgerissen wird, sicher feststellen; denn man findet hier diese dünnen Schichten oft isolirt aus der übrigen Collenchymsubstanz herausragen. Ihre wechselnde Dicke, ihr zuweilen gänzliches Zurücktreten, besonders im ruhenden Collenchym, lässt sich aber besser damit vereinigen, dass sie neu apponirte Schichten darstellen, als dass sie unverändert bleibende Grenzlamellen der Wandung vorstellen sollten. So möchte ich eher annehmen, dass analog wie bei anderen wachsenden Membranen [1]) die Apposition neuer Schichten hier neben der Dehnung vorhandener herläuft, wenn auch das Verhältniss der Längendilatation zu der beobachteten Quercontraction, zumal bei der vorliegenden Quellung, eine nebenher gehende Verdickung nicht unbedingt fordert.

Deutlicher noch als durch die Verminderung der Dichtigkeit, die für die Membranen der Parenchymzellen auch noch fraglich ist, geht die Qualitätsänderung der Membran während der geotropischen Wachsthumsförderung aus der Reaction mit Jod-Chlorzink hervor, denn es spricht sich darin aus, dass die Wasseraufnahme wohl nicht die einzige Veränderung in der Zusammensetzung der Membran ausmacht, sondern dass die Qualitätsänderung eine tiefer greifende ist.

Ob gerade die Veränderung, die in der abweichenden Jodreaktion zum Ausdruck kommt, in ursächlichem Zusammenhang mit dem Wachsthumsmechanismus steht, lässt sich heute noch nicht sagen. Das Zusammentreffen beider Vorgänge ist aber immerhin bemerkenswerth und es wäre z.B. nicht ausgeschlossen, dass die Dehnungsverhältnisse der Membransubstanz durch leichte Imprägnirung mit Plasmasecreten ähnlich verändert würden, wie die Dehnungsverhältnisse des Kautschuks durch die Schwefelung (das Vulkanisiren). Beim Vulkanisiren und bei der technischen Bearbeitung des Kautschuks treten uns zudem so viele Aehnlichkeiten im Verhalten mit demjenigen entgegen, was wir von Pflanzenmembranen kennen, dass es sich wohl verlohnen dürfte, diesen Gedanken einmal weiter zu verfolgen und zu prüfen. Sollten sich auch bei näherer Untersuchung wesentliche Differenzen ergeben, so haben wir doch wenigstens in der Vulkanisirung des Kautschuks und den damit verbundenen bekannten Eigenschaftsänderungen einen Vorgang, an den wir mit unseren Vorstellungen auf botanischem Gebiet anknüpfen

1) Experimentelle Untersuchungen üb. d. Wachsthum der Zellmembran. Abh. d. Senckenb. Naturf.-Gesellschaft Bd. 15 p. 101.

können und der uns die Möglichkeit veränderter Dehnungsverhältnisse, von Entspannungen und plastischen Deformationen unter dem Einfluss bestimmter Qualitätsänderungen und ohne Einlagerung neuer gleichartiger Kautschuktheilchen unmittelbar vorführt.

Wie bekannt, ist der natürliche Kautschuk vor seiner Vulkanisirung technisch nicht wohl verwerthbar, da seine werthvollste Eigenschaft, die Elasticität, beim Wechsel der Temperatur wie beim Wechsel andrer äusserer Bedingungen den grössten Schwankungen unterworfen ist. Durch das Vulkanisiren, das Schwefeln, wird erst die Elasticität so beeinflusst, dass der Kautschuk die bekannten nützlichen Eigenschaften annimmt. Wie der Schwefel dabei zur Wirkung kommt ist noch nicht bekannt, aber jedenfalls sind die wirksamen Mengen desselben sehr klein im Verhältniss zum Volumen des Kautschuks und zur Dimension des möglichen Dehnungsunterschiedes vor und nach der Schwefelung. Dies geht besonders aus der Vulkanisirung auf feuchtem Wege (mittelst S_2Cl_2) hervor, wobei dünnere Gegenstände nur einige Secunden in dem reichlich mit Petroleum oder Schwefelkohlenstoff verdünnten Schwefelchlorürbad verbleiben. Das Vulkanisiren auf trockenem Wege, wozu dem Kautschuk der Schwefel zunächst mechanisch beigemischt wird, lässt jedenfalls grosse Mengen ungebundenen, nur mechanisch festgehaltenen und unwirksamen Schwefels in der Substanz zurück. Durch die Schwefelung wird nun die Cohäsion und Adhäsion vermindert, die Wasseraufnahme und die Löslichkeit verändert und die Elasticität erhöht, falls die Schwefelung sich in bestimmten Grenzen hält. Wird sie weiter getrieben, dann verändert der Kautschuk seine Eigenschaften wieder in anderer Richtung, er wird hart, hornartig spröde, indem er in Hartgummi (Ebonit, und wie die Namen sonst lauten) übergeht.

Besonders interessant ist aber der Umstand, dass elastische Dehnungen, überhaupt elastische Deformationen, welche während des Vulkanisirens vorhanden sind, je nach dem Grade der Schwefelung mehr oder weniger in bleibende plastische Deformationen übergeführt werden. Es ist also mit der Schwefelung eine Entspannung der vorher elastisch gespannten Substanz verknüpft. Die Kautschukindustrie ist durch diese Wirkung des Schwefels gezwungen, bei dem Vulkanisiren mit ganz besonderen Vorsichtsmassregeln zu arbeiten, um nicht von elastisch in Anspruch genommenen Gegenständen oder Theilen derselben dauernd deformirte Produkte zu erhalten: Jede elastische Deformation muss beim Vulkanisiren aufs Sorgfältigste vermieden werden; so werden flache Gegenstände zwischen Platten

gehalten, Schläuche auf Dorne aufgezogen u. s. f. Andrerseits zieht natürlich die Kautschukwaarenfabrikation aus diesem merkwürdigen Verhalten auch Nutzen. Ich möchte hier nur an das bekannte Spielzeug der „sterbenden Teufel“ oder der „Schreiteufel“ erinnern, welche in jeder Spielwaarenhandlung für 10 oder 20 Pfennige zu haben sind. Ihre Herstellungsweise ist gerade für die Fragen, die uns bei den Membranen beschäftigt haben, ausserordentlich lehrreich. Die mit zwei weiten Ausbauchungen (Kopf und Leib) versehenen Figuren werden, wie mir der erste Fabrikant derselben, Herr Carl Bender in Brüssel, mitzutheilen die Güte hatte, aus einem gleichmässig dicken Stück Gummischlauch hergestellt, wie er am Hals der Figuren und am Fussende noch erhalten ist. Während nun Kopf- und Bauchtheil elastisch aufgetrieben, Hals und Fuss dagegen von der Dehnung ausgeschlossen werden, wird unter bestimmten Massregeln vulkanisirt. Die aufgetriebenen Theile werden dabei mehr oder weniger entspannt und bleiben als dauernd erweiterte Stellen erhalten. Die anderen nicht elastisch gedehnten Stellen erfahren keine plastische Deformation. — Dabei bleiben aber die bauchig erweiterten, durch die Schwefelung entspannten Stellen in hohem Grade elastisch dehnbar, verlieren also die Fähigkeit nicht, weiteren Zugwirkungen sofort elastische Spannung entgegenzusetzen.

In den bauchig erweiterten Stellen der Figuren liegt also eine dauernde Flächenvergrösserung einer Membran vor, welche aus einer elastischen Dehnung durch Entspannung hervorgegangen ist. Die Entspannung selbst ist aber hier nachweislich nicht durch Einlagerung neuer Kautschuktheilchen erfolgt, auch nicht durch Erweichung bis zu breiartiger Consistenz bedingt, sondern durch eine eigenartige, von aussen beeinflusste Qualitätsänderung der Membran bei stets abnehmender Zugspannung erreicht werden. Die Aehnlichkeit dieses Entspannungsvorganges beim Kautschuk und der dabei zu beobachtenden Erscheinungen mit den entsprechenden Erscheinungen bei Pflanzenmembranen ist so gross, dass wir gewiss auch bei der Membran die vorgenannten Auskunftsmittel entbehren können, um die beobachteten Erscheinungen zu erklären. Die unzweifelhalft nachweisbare Verdünnung und Qualitätsänderung der geotropisch sich verlängernden Membran legt uns den Vergleich mit den Dehnungserscheinungen beim Kautschuk aber um so näher, als mit jenen Vorgängen, wie erwähnt, die Intussusception unwahrscheinlicher wird. [1])

1) Um Missverständnisse zu vermeiden, möchte ich noch einmal bemerken, dass ich unter Intussusception hier das echte Intussusceptionswachsthum im Sinne

Wenn in der Wachsthumsperiode einer Zelle von dem Protoplasma Stoffe abgeschieden würden, welche auf die vegetabilische Membran ähnlich einwirken, wie der Schwefel auf den vegetabilischen Kautschuk, so müsste unter ihrem Einfluss sich das Flächenwachsthum und die Entspannung in Abhängigkeit von elastischen Spannungen in der That so vollziehen, wie es in Wirklichkeit beobachtet wird. Ich wüsste wenigstens augenblicklich keine Thatsache anzuführen, welche nicht mit einer solchen Annahme vortrefflich harmonirte: Die Abhängigkeit des Flächenwachsthums von der, wenn auch geringen elastischen Dehnung, die Verdünnung der wachsenden Membran und die Aenderung ihrer Reactionen während des Streckungsvorganges, die Erscheinung der Entspannungen, sowie auch die spätere Verminderung der elastischen Dehnbarkeit und das Spröderwerden der Zellhäute, — das alles steht im besten Einklang mit dieser Annahme.

Es mag nebenbei bemerkt werden, dass auch die Trennung des eigentlichen Dickenwachsthums der Zellhäute von dem Längenwachsthum bei der Annahme des Dehnungswachsthums in rationellem Zusammenhang zu bringen ist, während ein plausibeler Grund für diese Thatsache bei der Annahme von Intussusception nicht vorhanden ist. Wenn aber die Bildung neuer Membranlamellen durch Umwandlung von Plasmalamellen und deren Apposition heute als unzweifelhaft sicher festgestellt gelten kann und das Flächenwachsthum dabei durch die Dehnungen ausreichend bewerkstelligt werden kann, so scheint mir kein dringender Grund dafür zu sprechen, dass Membransubstanz dabei nebenher auf total andere Weise, nämlich in Lösung entstehen, als solche in die fertige Membran eingeführt und darin in bestimmter Richtung ausgeschieden werden soll. Die mikroskopische Untersuchung und die daran geknüpften Betrachtungen sprechen demnach entschieden für das Dehnungswachsthum, während sich für die Intussusception keine solchen Anhaltspunkte finden liessen.

Wenn ich zum Schluss auf die plasmolytischen Versuche zurückkomme, so mag gleich hier betont werden, dass ihre Ergebnisse sowohl mit denen der Beugungsversuche als auch mit den mikroskopischen Befunden durchaus harmoniren und zu denselben Schlüssen führen wie diese.

Nägeli's verstehe, nicht aber jede heterogene Einlagerung von Wasser, Cutin und dergl. Die Einführung von Schwefel in den Kautschuk ist streng genommen auch eine Intussusception, die aber wesentlich nicht sowohl durch die Substanzvermehrung, als durch die Modification der Dehnbarkeit wirkt.

Wenn ein sich geotropisch krümmendes Organ, gleichviel ob es einzellig oder mehrzellig ist, in Salpeterlösung gebracht wird, so sieht man, dass nach Verlauf einiger Zeit die Krümmung bedeutend flacher geworden ist; sie kann sich sogar, falls die geotropische Krümmung eben erst begonnen hat, fast ganz ausgleichen. Aeltere Krümmungen, die aber die Endlage noch nicht erreicht hatten, gehen zwar ebenfalls zurück, es bleibt aber immer eine mehr oder minder grosse Krümmung im plasmolysirten Zustande bestehen. Das Zurückgehen der Krümmung zeigt unzweifelhaft an, dass die Convexseite elastisch weiter gedehnt war, als die Concavseite. Denn wären beide antagonistische Seiten gleichmässig dehnbar gewesen, so hätte sich der Krümmungsradius bei der Plasmolyse nicht verändern dürfen. Zu Beginn des Krümmungsvorganges ist diese Aenderung der elastischen Dehnbarkeit fast die einzig wahrnehmbare Erscheinung. Später kommt immer deutlicher eine plastische Dehnung hinzu, die bei der Plasmolyse natürlich nicht wie jene rückgängig gemacht wird, sondern bleibt. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass der Rückgang der Krümmung nachdem plastische Dehnung hinzugekommen war, nicht allein auf Rechnung der modificirten elastischen Dehnbarkeit, sondern auch, und zwar grösstentheils auf die grössere elastische Dehnungsamplitude der nunmehr dünneren Membran zurückzuführen ist. Erhöhte Dehnbarkeit, plastische Verlängerung und Verdünnung der Convexmembranen wirken beim Zustandekommen der Krümmung, sich gegenseitig fördernd, zusammen und machen das Verhalten gekrümmter Organe bei der Plasmolyse durchaus verständlich, während es nicht einzusehen ist, wie dieses Verhalten mit dem Wachsthum durch Intussusception in Verbindung zu bringen wäre.

Die erwähnte Verflachung der Krümmung ist aber nicht die einzige Folge der Turgorschwächung; es geht ihr vielmehr ganz zu Anfang der Einwirkung des Plasmolysators meist eine Verstärkung der Krümmung (unter Verkürzung) voraus (Beitrag zur Kenntnis etc. pag. 517). Diese Verstärkung ist, wie ich betont habe, abhängig davon, dass die Krümmungsbewegung noch im Gange ist, denn sie hängt mit der verschiedenen Qualitätsbeeinflussung der antagonistischen Membranen durch das gereizte Plasma zusammen. Die Verflachung der Krümmung tritt dagegen auch nach dem Ablauf der Krümmungsbewegung noch ein, weil sie die Folge der einseitig dünneren und desshalb elastisch weiter ausgedehnten Membran ist; erst wenn correlativ und regulatorisch die Convexmembran durch Apposition neuer Lamellen wieder auf die normale Dicke gebracht ist, findet keine Verflachung

bei der Plasmolyse mehr statt, die Krümmung ist dann „durch Wachsthum fixirt“, wie es de Vries bezeichnete.

Kohl fand bei seinen plasmolytischen Versuchen dieselben Verhältnisse wieder. Er gibt p. 70 an, dass junge Krümmungen sofort eine starke Zunahme der Krümmung ergeben, die später in eine mit dem Alter abnehmende Verflachung übergehe. Auch die Zunahmebewegung werde mit dem Alter der Krümmung geringer. Ueber 24 Stunden alte Krümmungen begännen nach dem Einbringen in die plasmolysirende Lösung sofort mit einer ausgiebigen Verflachung, welche nicht in Zunahme übergehe. 72 Stunden alte Krümmungen zeigten ihm nur noch minimale Bewegungen. Kohl hat jedenfalls übersehen, dass ich diesen Punkt wiederholt ausdrücklich hervorgehoben und daraus gerade auf die Activität der eigenartigen Spannungsverhältnisse bei der Krümmungsbewegung geschlossen habe; denn gerade das Aufhören der Zunahmebewegung nach vollendeter Krümmung weist darauf hin, dass zwischen den beiden Dingen ein engerer Zusammenhang besteht. Den unbegründeten Vorwurf Kohl's, dass mir das erwähnte interessante Ergebniss seiner Versuche noch verborgen geblieben sei (p. 68), kann ich wohl am besten mit der Anführung zweier Sätze aus meinem Abschnitt über Plasmolyse zurückweisen: „Hört die physiologische Krümmungsbewegung auf, so tritt auch die Erscheinung der Plusbewegung (der Krümmungszunahme) nicht mehr ein, wohl aber ist noch eine zeitlang darauf die Minusbewegung (Verflachung der Krümmung) beim Plasmolysiren zu bemerken (l. c. p. 323)“. — „Es wurde auch bei dieser Untersuchungsmethode wieder streng darauf gesehen, dass nur Pflanzentheile zur Untersuchung gelangten, die eben ihre Krümmung begonnen hatten oder auf dem Höhepunkt ihrer Ausführung standen. Nur so lässt sich die wahre mechanische Ursache derselben experimentell ausfindig machen. Der Umstand, dass nach vollendeter Krümmung sich gerade die während derselben beobachteten Spannungsverhältnisse ändern, macht es um so wahrscheinlicher, dass in diesen die wesentlichen Momente für die Krümmungsbewegung liegen“ (l. c. p. 524). Die von mir beobachteten Unregelmässigkeiten in der Bewegung bei der Plasmolyse beziehen sich, wie auch aus meinem Texte deutlich hervorgeht, nicht auf verschieden alte Krümmungen, sondern sämmtlich auf junge, eben begonnene. Wenn Kohl bei solchem Material keinen Unregelmässigkeiten begegnet ist, muss es der Zufall oder die bessere Auswahl oder Behandlung der Versuchsobjecte so gefügt

haben; denn daran halte ich gegenüber der Polemik Kohl's (p. 68) auch fest, dass es sehr auf die Vorbehandlung eines Versuchsobjectes ankommt, ob man eine bestimmte Lebenserscheinung ungestört zu sehen bekommt oder nicht. Diese Erfahrung kann man bei jedem Vorlesungsversuche machen; ich brauche nur an die Bewegungserscheinungen der Mimose zu errinnern und ihre Abhängigkeit von der Vorbehandlung der Versuchspflanze.

Die anfängliche Zunahme der Krümmung bei Turgorschwächung hatte ich seinerzeit auf ein stärkeres „Contractionsbestreben" der Concavmembranen zurückgeführt. Meine damaligen Ausführungen wurden dann von verschiedenen Forschern beanstandet[1]) und ich ersehe aus ihren Einwänden, dass meine Darstellung nicht die richtige Erklärung gibt. Ich kann mich allerdings auch nicht der Meinung Reinhardt's anschliessen, dass zwei Membranen, die unter gleicher Zugwirkung standen, sich nach der Aufhebung des Zuges unter allen Umständen mit gleicher Kraft zusammenziehen sollen. Das hängt doch eben von ihrer elastischen Rückwirkung ab; eine vollkommen elastische Membran wird sodann die volle Kraft wieder entfalten, eine unvollkommen elastische wird entsprechend weniger Kraft entwickeln und eine unelastische, nur ductil dehnbare, wird überhaupt keine rückwirkende Kraft entfalten. Aehnlich muss aber das Resultat sein, wenn ein Theil der elastischen Spannung in einer Membran ständig durch Entspannung aufgehoben wird. Bei den elastisch gespannten Membranen sich krümmender Pflanzentheile liegen aber die Verhältnisse jedenfalls complicirter als ich damals glaubte und die einzelnen Factoren, die dabei in Rechnung kommen, sind noch so wenig genau bekannt, dass ich keine erschöpfende Erklärung für die Erscheinung finde, auf die übrigens auch die genannten Forscher verzichten. Nur das möche ich als feststehend betrachten, dass sowohl die anfängliche Zunahme als auch die spätere Abnahme der Krümmung, erstere für qualitative und letztere auch für quantitative Verschiedenheiten in den antagonistischen Membranen sprechen, denn bei gleichartiger Beschaffenheit und gleicher procentiger Verkürzung dürfte der Krümmungsradius bei der Plasmolyse sich nicht verändern.[2])

---

1) U. a. von M. O. Reinhardt, Das Wachsthum der Pilzhyphen Pringsh. Jahrb. Bd. XXIII, p. 540, und Pfeffer, Energetik p. 247.

2) Ob variable und in den qualitativ verschiedenen Seiten ungleich variable Coëfficienten die Ursache für diese Erscheinung sind oder was sonst dieselbe hervorbringt, habe ich nicht näher untersuchen können. Beim Kautschuk ist die

Als die hauptsächlichsten Ergebnisse dieser Untersuchungen sind folgende Punkte hervorzuheben:

1. Die Auffassung von Kohl über die Mechanik der Reizkrümmungen steht mit den beobachteten Thatsachen in Widerspruch; keine einzige der gemachten Beobachtungen kann zu ihren Gunsten angeführt oder ausgelegt werden.
2. Die Einwände, welche Kohl andrerseits gegen die bisherige Auslegung der Versuche und Beobachtungen, insbesondere auch gegen meine Arbeiten in dieser Richtung erhebt, sind durchgehends nicht stichhaltig.
3. Die beobachteten Erscheinungen weisen unmittelbar darauf hin, dass die Convexmembranen beim Krümmungsvorgang stärker (elastisch und plastisch) gedehnt werden als die Membranen der Concavseite, welche in umgekehrter Richtung beeinflusst werden.
4. Dafür, dass die Streckung der Convexmembranen durch Intussusceptionswachsthum vor sich gehe und dieses jene nachweisbaren Veränderungen nur zur Folge habe, sind andererseits keine realen Anhaltspunkte zu finden. Die von Pfeffer beobachteten Entspannungserscheinungen insbesondere zwingen nicht zur Annahme von Intussusceptionswachsthum.
5. Als Erscheinungen, welche bei der Annahme von Dehnungsvorgängen unmittelbar verständlich und erklärlich werden, die aber mit Intussusceptionsvorgängen nicht in gleicher Weise vereinbar sind, wurden uns bekannt:
   a) der mikroskopische Nachweis der Verdünnung, welche die Membranen bei der Streckung erfahren;
   b) die bei collenchymatischen Geweben auffallende relative Verarmung an Trokensubstanz in den Membranen;
   c) die bei dem Dehnungsvorgang nothwendig anzunehmende Qualitätsänderung in der Membran, die sich theils als Quellung (wachsendes Collenchym), theils als veränderte Farbenreaction (Collenchym und Rindenparenchym) deutlich kundgibt;
   d) die bei der Turgorerniedrigung und Plasmolyse auftretenden Bewegungsverhältnisse.
6. Diese Thatsachen sind sämmtlich völlig verständlich und erklärlich, wenn man annimmt, dass die Membranen in ihren Dehnungs-

---

Variabilität des Elasticitätscoëfficienten bei verschiedener Inanspruchnahme durch dehnende Kräfte bekannt. Jedenfalls ist die beschriebene Contractionsanomalie aber ein Anzeichen qualitativer Verschiedenheit in den antagonistischen Flanken und als solches für unsere Frage allein schon von Bedeutung.

verhältnissen vom Protoplasma qualitativ beeinflusst und verändert werden können und zwar in zweierlei Weise:

a) in ihrer elastischen Dehnbarkeit (wie bereits bekannt ist);

b) in ihrer plastischen Dehnbarkeit und daraus folgender Deformation.

Die plastische Deformation kommt durch theilweise oder völlige Entspannung der elastischen Deformation zu Stande. Die Energiequelle für die plastische Deformation ist im Wesentlichen also in der gespeicherten Energie der elastischen Spannung gegeben. Für die qualitative Aenderung der Dehnbarkeit spricht die beobachtete Contractionsanomalie.

7. Für die Umwandlung der elastischen Spannung in eine plastische (nach aussen spannungslose) Deformation ist ein bekanntes Analogen bei der Vulkanisirung des Kautschuks gegeben. Die plastischen Deformationen und Entspannungserscheinungen bei Pflanzenmembranen finden eine zureichende Erklärung durch die Annahme, dass das Protoplasma einen oder mehrere Stoffe abscheidet, der auf die Membran ähnlich einwirkt wie der vulkanisirende Schwefel auf den vegetabilischen Kautschuk.

Soweit die Membranen zur Ermöglichung der Wuchskrümmungen in Mitleidenschaft gezogen werden, geschieht das also allem Anschein nach durch Modification ihrer elastischen und plastischen Dehnbarkeit unter dem Einfluss plasmatischer Einwirkungen. In dieser Veränderung der Membranen ist zwar der Sachlage nach das entscheidendste Moment für die Mechanik der Krümmung gegeben, aber doch keineswegs das einzige. Primär, secundär oder correlativ scheint der Richtungsreiz noch eine ganze Reihe anderer Erscheinungen auszulösen, welche die Krümmung zu einem sehr complexen Vorgang machen, bei dem sehr verschiedene Factoren zusammenwirken und in einandergreifen. Ich erinnere hier nur an einseitige Plasmaansammlungen, einseitige Turgordifferenzen, einseitige Reservestoffanhäufungen. Inwieweit diese Auslösungsvorgänge die Krümmung selbst fördern oder vielleicht gar hemmen, bedarf der Feststellung im einzelnen Falle. Es ist das Verdienst von Pfeffer, die verschiedenen, für die Energetik der Bewegung in Betracht kommenden Factoren nachdrücklich betont, nach ihrer Leistungsfähigkeit gewürdigt und kritisch abgewogen zu haben. Auch der Hinweis auf wechselnde Combinationen

aller dieser Factoren bei der Erreichung des sichtbaren Erfolges im Einzelnen trifft das Wesen dieser scheinbar gleichartigen Vorgänge gewiss vollkommen. Ich brauche für Fachgenossen nicht hinzuzufügen, dass Pfeffer auch dem hier angenommenen Dehnungswachsthum eine grosse Bedeutung und Leistungsfähigkeit für Wachsthumsvorgänge überhaupt zuerkennt und es in allen den Fällen wahrscheinlicher findet, in welchen es sich um sehr raschen Verlauf des Wachsthums handelt. — Im Vorhergehenden glaube ich gezeigt zu haben, dass eine Reihe von Gründen dafür spricht, diesen Wachsthumsmodus auch bei den geotropischen Wuchskrümmungen wenigstens der untersuchten Pflanzen anzunehmen.

Bonn, April 1895.

Die Grübchenflechten *(Stictei)* und ihre geographische Verbreitung.

Zusammengestellt

von

Dr. Ernst Stizenberger.

So werthvoll und nützlich die vor Kurzem erschienene Zusammenstellung der *Stictei* in Hue Lich. exot. a Prof. Nylander descript. S. 86 ff. an sich für den Lichenologen auch sein mag, so geht ihr eben doch der Natur der Sache nach die wünschenswerthe Vollständigkeit ab: sie enthält ausschliesslich nur die in den zahlreichen lichenologischen Werken Nylander's vorkommenden exotischen Arten, während im Laufe der letzten Jahrzehnte auch unter anderem von Tuckerman, v. Krempelhuber und namentlich von J. Müller bisher unbekannt gebliebene Formen beschrieben worden sind, welche dort nicht erwähnt werden. In den folgenden Blättern wurden letztere alle nach Möglichkeit berücksichtigt. Ausserdem aber war ich bemüht, auch die geographische Verbreitung der Grübchenflechten nach Maassgabe der mir zu Gebote stehenden Hilfsmittel eingehend zu studiren und die Ergebnisse dieser Studien sowohl in topographischer, als auch gewissermassen in klimatologischer Hinsicht, und nicht nur betreffs der einzelnen Formen, sondern auch — in vergleichender Darstellung — betreffs der bei ihrer systematischen Anordnung sich ergebenden einzelnen Gruppen hier im Zusammenhang übersichtlich niederzulegen. Denn allgemeine Angaben nach dieser Richtung finde ich unter der gesammten lichenologischen Literatur nur in Nyl. Syn. I S. 332, 333, 334, 351 und 361 aus dem Jahre 1860 und demnach selbstverständlich revisionsbedürftig. In der Monographie der *Stictei* von Delise ist ausser den Fundortangaben für die einzelnen Arten über geographische Verbreitung der Grübchenflechten gar nichts enthalten.

Dem systematischen Verzeichnisse der Gattungen, Arten, Varietäten und Formen der Grübchenflechten und den statistisch-geographischen Mittheilungen glaubte ich eine Reihe allgemeiner Bemerkungen über wichtigere morphologisch-anatomische Verhältnisse der *Stictei*, sowie geschichtliche Notizen über die allmähliche Entwickelung unserer Kenntnisse über dieselben vorausschicken zu müssen. Die Ungleichheit in der Ausdehnung der einzelnen Ausführungen wird dem Leser nicht entgehen; aber ohne ungebührliche Wiederholung mehrfach gedruckter und allzubekannter Dinge war bei meinem Bestreben, nach Kräften vorhandene Lücken in der bisherigen Behandlung des gegebenen Stoffes auszufüllen, diesem Uebelstande nicht wohl auszuweichen.

Dasjenige, was ich bei dieser Ausarbeitung neben ausgiebiger Benützung des literarischen und Herbarien-Materiales aus Eigenem hinzugethan — es ist leider gar Weniges —, wird jeder Lichenologe unschwer herausfinden. Meine Absicht war übrigens, mit dieser Ver-

öffentlichung nicht nur den Spezialisten einen annehmbaren Dienst zu erweisen, sondern gleichzeitig auch sonstigen Freunden der Pflanzenkunde den Ueberblick über eine der am höchsten entwickelten, am mächtigsten entfalteten und anerkannt schönsten Gruppen („the patricians of Lichens“ Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 635) aus der mit Unrecht heutzutage etwas vernachlässigten Klasse der Lichenen zu erleichtern.

I. Allgemeiner Theil.

Die Grübchenflechten bilden eine von fast allen ihnen näherstehenden blattartigen Flechten scharf abgegrenzte, unter sich dagegen aufs Engste zusammenhängende Gruppe, deren Gliederung nach natürlichen Verwandtschaftsmerkmalen bisher den verschiedensten Versuchen unüberwindliche Hindernisse in den Weg legte, wie wir dies ja auf allen ähnlich beschaffenen Gebieten der Naturgeschichte organischer Wesen zu sehen gewohnt sind.

Ihr Thallus ist blattartig ausgebreitet, meist nur locker anliegend oder selbst aufsteigend, auf verschiedene Weise in Lappen getheilt, an der Basis zuweilen gestielt, obere und untere Seite ungleich, beide Seiten berindet, Gonidienschicht nur unter der Rinde der Oberseite; untere Seite mit einem stärkeren oder schwächeren Filz bekleidet und meistens mit flecken- oder am häufigsten tüpfelchenartigen Unterbrechungen in der Kontinuität der Rindenschicht behaftet, wie solche sonst nur sehr ausnahmsweise bei anderen Gruppen der Lichenen vorkommen. Die Apothezien sind mittelgross bis gross und bilden kreisrunde randständige oder auf der Oberseite des Thallus zerstreute mehr weniger thallodisch berandete Scheiben, entweder mit kurzem Stiele oder flach aufsitzend. Fruchtscheibe meist nackt, dunkel gefärbt aus breit keulenförmigen 8-sporigen Schläuchen und mässig dicken, nicht selten gegliederten, oben mit einander verklebten, nach unten aber freien Paraphysen bestehend; Epithezium stets gelblich-, bis röthlich-, bis dunkelbraun, Hypothezium wasserhell oder blassröthlich oder bräunlich. Sporen mittelgross bis gross, elliptisch oder spindel-, seltener bis nadelförmig mit 1—3, seltener 5, 7 und mehr Querwänden, glatt, wasserhell oder leicht bräunlich bis tiefbraun. Spermogonien meist im Thallus eingesenkt, selten als blasse Warzen über seine Oberfläche hervorragend, mit gegliederten Sterigmen uud kurzen elliptischen Spermatien.

Auf einzelne der soeben geschilderten Verhältnisse soll hier noch etwas näher eingegangen werden, namentlich auf die Stielbildung und Berindung des Thallus, die Anhangsorgane der Thallusunterfläche, dann — mit der mir hiebei erforderlich scheinenden Ausführlichkeit — auf die Gewebslücken in der Rinde der Thallusunterfläche, nachher in aller Kürze auf die Gonidien- und Markschicht, die Einwirkung der von Nylander eingeführten Reagentien auf den Thallus der Stikteen, das Exzipulum und endlich auf das Vorkommen der sog. Zephalodien bei dieser Pflanzengruppe.

Stielbildung am Thallus ist bei den Grübchenflechten ein seltenes Vorkommniss und findet sich auffallender Weise ausschliesslich nur bei Arten mit echter Zyphellenbildung, zuweilen nur ausnahmsweise, wie mitunter bei *Stictina tomentosa* var. *dilatata* und *Stictina Dufourii* (Bourg. Pl. Canar. 1123), in anderen Fällen als typische Bildung. Der Stiel ist bald sehr kurz, bald länger (bis 3 cm), stielrund oder auch etwas abgeflacht, oft beim Uebergang in die Spreite des Laubes dort als Rippe ausgesprochen und als solche der Theilung des Laubes entsprechend verzweigt und die Verzweigungen unter sich netzartig verbunden. Gute Abbildungen gestielter Grübchenflechten findet man bei Hoffmann Pl. lich. T. LX F. 1, 2, v. Krempelhuber Novara T. XIV F. 1, T. XV und XVI, sowie in dessen Südsee T. XIV F. 2, 4, 8.

Die oberseitige Rindenschicht ist meist dicker als die unterseitige. Dicke der einen und der anderen Schicht bei den verschiedenen Arten verschieden. Meist hat die Rinde (pseudo-) parenchymatischen, in selteneren Fällen aber fibrösen Bau; mitunter kommen auch Uebergänge vor. Aehnliche Verschiedenheit im Bau der Rinde ist, wie bekannt, von Nylander (und für einige Arten auch von mir) bei *Ramalina* und von Schwendener innerhalb der Gattung *Physcia* (im Sinne Nylander's) beobachtet worden und es fragt sich, ob die obigen für die Grübchenflechten zuerst von Schwendener nachgewiesenen Verhältnisse nicht in ähnlicher Weise wie bei *Ramalina* für die schärfere Diagnose der Arten verwendet werden könnten, wenn sie in ausgedehnterem Maassstabe untersucht würden. So sind z. B., abgesehen von den Differenzen im Gonidiensystem, welche bei alten Herbariumexemplaren nicht gar leicht erkannt werden können, die sich sehr ähnelnden *Stictina retigera* und *Sticta pulmonaria* hierin wesentlich verschieden; erstere hat parenchymatische, letztere fibröse Rinde. Aus Schwendener's Angaben über die Dicke der oberen und unteren Rinde bei verschiedenen Spezies scheint mir zu folgen, dass auch hier ausgedehntere Untersuchungen nicht ohne Werth für die beschreibende Lichenologie wären.

Wesentlich werthvoll für die Charakterisirung unserer Pflanzengruppe als solche sind die anatomischen Verhältnisse des unterseitigen Tomentums, „welches von isolirten, oder doch nur zu wenigen verwachsenen, meist kurzzelligen Fasern gebildet wird. Haftfasern wie bei den Parmeliazeen und Physziazeen kommen hier nicht vor“ (Schwend. Flechtenthallus II p. 167). Diese Filzfasern wurden übrigens ganz unzweifelhaft schon von Nylander richtig dargestellt, (siehe Nyl. Syn. I S. 12, T. I F. 8 und Explication des figures; ferner a. o. O. S. 333 unter *Stictina*: „rhizinis simplicibus“). Schwendener's Untersuchungen liefern hier keine abweichenden Ergebnisse. Anders verhält es sich mit des letzteren allgemeinen Angaben über die „hypothallinischen Anhangsgebilde“ der Flechten, von welchen er den Protothallus als erstes Produkt der keimenden Spore mit Recht trennt und dieselben als Anhangsorgane der Lagerunterfläche nach morphologischen und anatomischen Merkmalen in vier unter sich ver-

schiedene Typen zur Darstellung bringt, wodurch allerdings nunmehr die wünschenswerthe Klarheit in dieses bis dahin etwas verworrene Gebiet der Flechtenanatomie gebracht ist. Spezielleres bei Schwendener a. a. O. S. 137—140.

Die ebenfalls an der unterseitigen Rinde des Thallus bei der überwiegenden Mehrzahl der Grübchenflechten vorkommenden Gewebslücken[1]) verdienen hier ausführlicher in Betracht gezogen zu werden. Haller war wohl der erste, welcher in der Historia stirpium indigenarum Helvetiae 1776 die Aufmerksamkeit der Botaniker auf die regelmässigeren Formen derselben gelenkt und sie als „circuli albi depressi" bezeichnet hatte. Schreber, welcher in seiner Ausgabe der Linne'schen Pflanzengattungen, 1791, den grössern Theil der uns beschäftigenden Lichenengruppe, soweit er ihm bekannt war, mit Rücksicht auf die in Rede stehenden Organe mit dem Namen *Sticta* belegt hat, hebt die „frondes inferne punctis albis excavatis conspersae" als charakteristisch für denselben hervor. Acharius endlich war es, welcher für einen Theil dieser Organe (wenn man sie so nennen darf), den Namen Zyphellen einführte, der ihnen auch bis heute geblieben ist. Wahlenberg erwähnt sie in der Flora suecica als „bursulae pallidae". Seit den Zeiten Schreber's haben sie niemals aufgehört in der beschreibenden Flechtenkunde bei der Darstellung und Eintheilung der Stikteen eine grosse Rolle zu spielen, nicht nur wegen ihres Vorhandenseins im Allgemeinen bei weitaus der Mehrzahl der Stikta-Arten, sondern hauptsächlich auch durch die mehrfachen Abänderungen, welche theils in ihrem feineren Bau, theils und insbesondere schon bei Beobachtung mit dem blossen Auge oder wenigstens mit der einfachen Lupe bei ihnen zu erkennen sind. Dem darf noch beigefügt werden, dass nur bei sehr wenigen Lichenen ausser den *Sticteis* ähnlich gestaltete Gebilde je getroffen wurden (so z. B. bei *Nephromium laevigatum* var. *papyraceum*).

Der grössere Theil der Gestaltungen, welche uns hier beschäftigen, stellt auf der Unterseite des Laubes der Grübchenflechten befindliche scharf umschriebene, der Mehrzahl nach rundliche Grübchen dar, deren Boden — vom blossgelegten Marke gebildet — etwas krugförmig gewölbt ist und deren Rand von der nach aussen ein wenig vorgetriebenen Rinde gebildet wird. In anderen Fällen, aber bei gleichen Form- und Grössenverhältnissen, hat das Ganze mehr das Aussehen von Durchbruchstellen von Soredien und innerhalb der kreisförmigen oder auch etwas unregelmässigeren Gewebslücke der Rinde tritt das entblösste weisse oder seltener gelbe Mark als pulverige Masse hervor. Ausschliesslich die ersteren krugförmigen Hohlgebilde wurden von Acharius mit dem Namen Zyphellen belegt; die anderen nennt er Soredien, ein auch für sonstige hievon verschiedene Flechtenbildungen verwendeter Name. Delise, in seiner Monographie der Stikteen vom Jahr 1822,

1) Der über Gewebslücken handelnde Abschnitt vorliegender Abhandlung wurde vom Verfasser in einer Sitzung der botanischen Sektion bei der Versammlung der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft in Schaffhausen (30. Juli bis 1. August 1894) vorgetragen.

gebraucht für beide Formen den Namen Zyphellen und nennt die ersteren „Cyphellae immersae", die letzteren „C. punctiformes". Nylander behält den Namen Cyphella im Sinne des Acharius bei; die C. punctiformes (oder auch sorediiformes) von Delise belegt er mit dem Namen Pseudocyphellae — und auch wir werden diesen Namen aus mehrfachen Zweckmässigkeitsgründen benützen.

Was die Form aller dieser Gebilde betrifft, so sind dieselben, wie schon bemerkt, meist kreisrund, doch finden sich auch mehr weniger gestreckt ovale und unregelmässigere, selbst etwas eckige Formen, wofür *Sticta aurata* wohl das auffallendste Beispiel liefert. Die Grösse schwankt bei Zyphellen und Pseudozyphellen zwischen 0,2—3 und 3, ja selbst 4,5 mm Durchmesser. Sehr grosse Zyphellen besitzen *S. latifrons* var. *Menziesii, S. Henryana, S. Lenormandii, S. pericarpa, S. coriacea* u. s. w., — sehr klein sind sie bei *S. Rutenbergii, S. damaecornis f. elongato-laciniata* und *S. stenophylla.* Bei einzelnen Arten der Grübchenflechten ist die Frage, ob man es mit echten oder unechten Zyphellen zu thun hat, nicht immer ganz leicht zu lösen; so sind die jüngeren Grübchen bei *S. subcoriacea* unbestreitbare Pseudozyphellen, denen der *Stictina argyracea* gleichend; die älteren, einen Durchmesser von 1,5 mm erreichend, ähneln mehr den echten Zyphellen. Analoge Uebergangsformen finden sich bei *Sticta amphisticta* (Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 40), bei welcher Art, ähnlich wie bei *Sticta episticta* und *psilophylla*, auch auf der Oberseite bald häufiger, bald seltener Pseudozyphellen zu treffen sind. Auch *Stictina intricata* var. *Thouarsii*, auf welche Prof. Joh. Müller in Lich. Knight. S. 6 aufmerksam macht, hat Pseudozyphellae leviter urceolato-concavae (pulverulentae). Bei *Sticta subcoriacea* und *latifrons* var. *Menziesii* ist der Grund der hier vorkommenden echten Zyphellen mehlig-pulverig. *Stictina dissimilis* und *fossulata* var. *subcyphellata* besitzen Pseudozyphellen, welche gewissermassen den Uebergang in krugförmige Zyphellen bilden; auch bei *Sticta Montagnei* treffen wir solche Pseudozyphellen.

Die zyphellenartigen Bildungen, und dies gilt namentlich von den Pseudozyphellen, sind in einzelnen Fällen auf warzen- oder papillenartigen Erhebungen der Thallusoberfläche aufgesetzt und dann fast immer sehr klein, gewissermassen im Anfangsstadium der Entwickelung beharrend, so bei *Sticta orygmaea, Stictina Hookeri, Stictina fragillima, Stictina astictina* (ähnliche Pseudozyphellen, aber nicht auf warzig erhabenem Grunde trifft man auch bei der schon oben genannten *Sticta Montagnei*).

Die Unterscheidung der Pseudozyphellen nach ihrer Farbe (weiss, gelb) ist meist sehr leicht und zugleich für die Systematik der Stikteen von besonderem Nutzen. Dennoch kommt es bei Arten mit gewöhnlich weissen Pseudozyphellen zuweilen vor, dass auch gelbe getroffen werden *(Stictina Dozyana, faveolata)* und ebenso auch umgekehrt und ist in letzterem Falle die Ausnahme bald nur individuell wie bei *Stictina nitida* und *Sticta physciospora,* bald bildet sie standörtliche Varietäten, wie bei *S. carpoloma* var. *albocyphellata* und *Stictina Mougeotiana* var.

albocyphellata. Diese Vorkommnisse finden, wie ich glaube, ihre befriedigende Erklärung in Folgendem: Bei einzelnen Arten der Grübchenflechten sind die Markfasern, ähnlich wie zuweilen bei *Parmelia*, *Physcia*, *Pyxine, Nephromium* u. s. w. mehr weniger mit krystallinischen Körnchen besetzt, welche bei massenhafter Einlagerung dem Markgewebe eine mitunter sattgelbe (bei anderen Gattungen zuweilen auch rothe) Farbe verleihen, wie solche übrigens bis jetzt ausschliesslich nur bei Grübchenflechten mit Pseudozyphellen beobachtet worden ist. Beispiele: *Sticta endochrysa*, *Urvillei* cum varr., *aurata*, *rubella* etc. Ein spärlicheres Vorkommen dieser Krystalle übt keinen Einfluss auf Färbung des betr. Gewebes aus und das Mark ist und bleibt trotz desselben weiss. Mitunter aber ist die Vertheilung der krystallinischen Körner im Markgewebe einer und derselben Flechte eine ungleiche und zwar derart, dass sie sich nur an entblössten, offen zutage liegenden Stellen in der zum Hervortreten einer Gelbfärbung erforderlichen Menge häufen, und so entstehen bei weissem Marke die gelben Pseudozyphellen und gelben Soredien. Beispiele: *Stictina crocata* und ihre Verwandten.

Wie man sieht, bedarf es durchaus nicht der völligen Abwesenheit dieser Körnchen, um das Mark weiss erscheinen zu lassen: ein Mehr oder Weniger derselben reicht schon aus, um die hervorstechendsten Unterschiede in seiner Färbung zu begründen. Kein Wunder, wenn daher auch bei den Arten mit typisch gelb gefärbtem Marke oder mit typisch gelben Pseudozyphellen (und Soredien) bisweilen Variationen in diesen Merkmalen eintreten und dann und wann statt gelben Markes weisses Mark, statt gelber Pseudozyphellen weisse getroffen werden und umgekehrt — oder wenigstens statt weisser oder gelber Färbung nur eine abgeblasst gelblich-weisse wahrgenommen wird, und zwar das eine Mal unter Verhältnissen, welche — wie wir schon angedeutet — durch ihre Beständigkeit Anerkennung der betr. Individuen als systematische Einheiten (Varietäten oder Formen) begründen, ein andermal zu wandelbar in der Erscheinung, als dass der Systematiker sich dieselben nutzbar machen könnte. Bei einzelnen Arten trifft man mitunter an einem und demselben Exemplare neben einander ungefärbte (weisse) und blassgefärbte Pseudozyphellen (siehe Varr. albocyphellatae von *Stictina carpoloma* und *Mougeotiana* in Nyl. Syn. I S. 340 und 341). Ohne Zweifel wird es mit der Zeit gelingen diesen Körnchen auf mikrochemischem Wege noch näher zu kommen, als es bisher der Fall war.

Die feinere anatomische Untersuchung der Zyphellen und Pseudozyphellen ergibt (nach Schwend., Flechtenthallus II S. 128), dass bei beiden die Kontinuität der Rinde dem Umrisse des Grübchens entsprechend unterbrochen und innerhalb der hiedurch gebildeten Lücke das Mark blossgelegt und an dieser nackten Stelle derart verändert ist, dass sein sonst aus langgestreckten spärlich quergetheilten Hyphen bestehendes Gewebe hier eine vermehrte Bildung von Querwänden, d. h. mit andern Worten kürzere Zellen aufweist, welches kurzzellige Geflecht zuweilen an der unmittelbaren Wandung des Hohlraumes in ein lockeres Parenchym übergeht. Ein eigentliches Rindengewebe

ist aber, wie Schwendener gezeigt hat, nicht vorhanden und beruht Nylander's Behauptung, dass bei echten Zyphellen die Höhlenwandung von der Rindenschicht ausgekleidet sei (fundo margineque a strato corticali thalli formatis), auf einem Irrthum. Ebenso harrt die kurze Notiz Wainio's in Lich. du Brésil I S. 186, dass das kurzzellige im Innern der Zyphellen blossliegende Markgeflecht an der freien Spitze der Hyphen kuglige, zuweilen stachlige Zellen von 4—10 μ Durchmesser abschnüren soll, noch der ferneren Bestätigung.

Vielleicht ist hier der Ort, einige Worte über die physiologische Bedeutung der Zyphellen und Pseudozyphellen zu äussern. Die Annahmen, dass sie Befruchtungsorgane darstellen oder der ungeschlechtlichen Vermehrung dienen, sind, wie mir scheint, mit Recht aufgegeben und gründet sich namentlich die letztere Ansicht auf eine Verwechselung mit den Soredien. Diese, die sog. Bruthäufchen oder Brutbecherchen, enthalten aber von Hyphen umsponnene Gonidien und sind vermöge gleichzeitiger Anwesenheit dieser beiden Elemente zweifellos zur Vermehrung der Lichenen vollkommen geeignet, während in den Pseudozyphellen nur einmal, und zwar bei *Sticta aurata*, von Schwendener (a. a. O. S. 109 Anmerk.) gonidienführende Faserknäuel beobachtet worden sind. Eigentlich hätte man nur in diesem einzigen Falle das Recht von „Pseudocyphellis sorediiformibus" zu sprechen und müsste dagegen der Ausdruck „Ps. punctiformes" für alle anderen Fälle vorbehalten werden. Punkt- und soredienförmige Zyphellen dürften nicht mehr als synonyme Bezeichnungen gelten. Aber auf diesen einmaligen Fund ist gewiss kein allzugrosses Gewicht zu legen, nachdem die Gonidien heute eine ganz andere Bedeutung und Stellung einnehmen, als zu der Zeit, wo Schwendener obige Beobachtung machte und interpretirte.

Ein höheres Interesse, sowohl nach der allgemeinen morphologischen, wie nach der systematischen Seite, gewinnen aber diese Gebilde durch die nachfolgende Erwägung. Schwendener (a. a. O. S. 169), wie auch de Bary (Morph. und Phys. der Pilze S. 437) deuten nur in wenigen Worten an, dass ausser Zyphellen noch andere Gewebslücken der Rinde an der Unterseite gewisser Stikta-Arten bestehen, welche in Form von allerdings längst bekannten weissen unregelmässigen Flecken, meistens viel grösser als die Zyphellen und Pseudozyphellen auftreten und ihre Existenz ebenfalls der Entblössung des Markes von den Elementen der Rindenschicht verdanken und von demselben Gewebe nach aussen abgegrenzt werden, welches die Wandung der Zyphellen bildet. Diese ausgedehnteren Rindendefekte finden sich nur bei wenigen (etwa sechs) *Sticta*- und *Stictina*-Arten, aber auch, in einer wenigstens ähnlichen Entwickelung, bei den echten (grosssporigen) Umbilikarien, wo die bekannten Gruben an der Unterseite des Thallus in ihrer ganzen Ausdehnung von der Rindenschicht entblösst sind und nur das dichtfilzige Markgewebe als interstitienloses kurzzelliges Fasergeflecht vorhanden ist. Ich habe die hieher gehörigen Arten meiner bescheidenen Sammlung nach dieser Richtung einer anatomischen Untersuchung unterzogen und die Angaben der

obgenannten Autoren im vollen Umfang bestätiget gefunden.[1]) Bezüglich des äusseren Aussehens dieser weissen Flecken mag hier noch bemerkt werden, dass ihr Umfang viel unregelmässiger und ihre Grösse meist beträchtlicher ist, als bei jeglicher Art von Zyphellen und Pseudozyphellen, so dass Schwendener in seinem öfter angezogenen Werke von ihnen sagen konnte: „Diese Flecken nehmen nicht selten einen überwiegenden Theil der unteren Lagerfläche" der betr. Stikta-Arten ein. Wohl am regelmässigsten und auch am kleinsten sind sie bei der, Europa ausgenommen, auf der östlichen Halbkugel sehr weit verbreiteten *Stictina retigera*. Ihr Durchmesser beträgt meist 2, seltener 3 mm. Bei *Stictina scrobiculata* sind sie sehr unregelmässig und erreichen in ihrem grössten Durchmesser häufig 3 mm und auch noch darüber. Bei *Sticta pulmonaria* und *linita* nehmen sie wieder an Regelmässigkeit zu, nähern sich demnach der Kreisform oder Ellipse, übertreffen aber alle bisher angeführten an Grösse, indem deren Durchmesser 4, ja selbst bis 6 mm beträgt.

Auch diese Gebilde hat, wie bereits angedeutet wurde, Acharius der Form nach von den Zyphellen und Pseudozyphellen unterschieden und dem Unterschiede in der technischen Nomenklatur Ausdruck verliehen: er spricht bei den Diagnosen seiner *Sticta scrobiculata* und *pulmonaria* von „papulis oder maculis pallidioribus" im Gegensatze zu „sorediis albis, citrinis, flavis", d. h. zu den weissen und gelben Pseudozyphellen seiner *Sticta anthraspis, crocata, aurata* und ebenso im Gegensatze zu den „cyphellis immersis und cyph. urceolatis" bei *S. filicina, damaecornis, cometia* u. s. w.

Mit den Zyphellen und Pseudozyphellen wurden aber diese weissen Flecken bislang von den Systematikern weder in nähere noch entferntere Beziehung gebracht. Im Gegentheil, es wurden, von Delise begonnen bis heute, die Stikteen-Arten mit Flecken neben den Rikasolien für zyphellenlos erklärt, während nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse über die anatomischen Verhältnisse aller dieser Organe dieselben zweifellos sich sehr nahe stehen.

Ob nun auf diese letzteren Markentblössungen in gleicher Weise wie auf die Zyphellen die oben aufgeführte Hypothese bezüglich ihrer physiologischen Bedeutung passt, oder ob wir es — was wahrscheinlicher ist — in all diesen Fällen mit einer physiologisch unerheblichen Bildung, wie bei den Löchelchen an der Oberfläche mancher Parmelien aus der Abtheilung der *P. physodes* zu thun haben, wollen wir hier als offene Frage belassen. Jedenfalls treten aber durch die hier her-

---

1) Abgesehen von dem Umstande, dass Zyphellen und Pseudozyphellen mit Soredien verwechselt werden und der Bau des Flechtenlagers noch vollständig verkannt ist, finden wir schon bei Meyer (Nebenstunden, 1825, S. 148 Zeile 3 bis S. 149 Zeile 4) nicht nur die zyphellenartigen Bildungen an der Unterseite des Lagers der Stikteen als Gewebslücken dargestellt, sondern auch die in Rede stehenden fleckenartigen Bildungen an den Lagerunterseiten gewisser Stikteen zu denselben in die richtige Beziehung gebracht. Ich kann hier meinen Lesern nur aufs Wärmste empfehlen, die interessante Meyer'sche Darstellung am bezeichneten Orte im Originale nachzulesen.

vorgehobenen, bisher in Vergessenheit begrabenen neuen Formen von Gewebslücken bei den Stikteen die Zyphellen und Pseudozyphellen in eine andere Beleuchtung. Sie bilden jetzt nurmehr eine Variation eines verbreiteteren, allgemeineren, wenn auch nicht bei allen Arten der Tribus beobachteten histologischen Vorkommens. Es wird sich in erster Linie bei der Eintheilung der Stikteen nicht mehr um An- oder Abwesenheit von Zyphellen und Pseudozyphellen, sondern um Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Lücken im Rindengewebe der Unterseite überhaupt handeln. Die verschiedenen Modifikationen, in welchen dieselben jedoch bei den einzelnen Arten auftreten, werden wiederum einen zweiten, für sich bestehenden untergeordneteren Anhaltspunkt für den Systematiker abgeben.

Die Gonidien sind bald saftgrün, bald blaugrün, die letzteren fast immer von gallertartigen Mutterzellhäuten zu grösseren oder kleineren Komplexen umschlossen; die ersteren, durchschnittlich kleiner als bei den übrigen verwandten Blattflechten, sind isolirt, höchst selten zu 2—4 zusammenhängend *(Ricasolia patinifera)*. Auf all dies hat wohl Nylander zuerst aufmerksam gemacht, wie er auch der erste war, welcher diese Thatsachen zugleich systematisch verwendete. Ebenso wies er bei den chlorophyllführenden Grübchenflechten zuerst auf die Grössenunterschiede der Gonidien bei verschiedenen Arten hin. Aber auch von Schwendener und J. Müller rühren einige der hieher gehörenden Angaben [1]).

Auch die Reaktionen des Thallus der Stikteen verdienen noch einige weitere Bemerkungen. Sie sind bekanntlich von Nylander entdeckt und, soweit sie die Gattung *Ricasolia* betreffen, in einem Aufsatze in Flora 1869 S. 313 (de reactionibus in genere Ricasolia) zusammenhängend beschrieben worden. Gelegentlich wurden von demselben Autor auch für *Sticta* und *Stictina* Reaktionen bekannt gegeben (vergl. Hue Lich. exot., *Stictei*). Sie betreffen Gelbfärbung des Markes durch Aetzkali bei *Stictina subfaveolata* Nyl. in lit. ad Stzb. und *Stictina crocata* (im Gegensatz zu *S. faveolata* und *Mougeotiana*), *Sticta cellulifera* mit var. *Billardieri* (im Gegensatz zu *S. fossulata*), ferner Gelbfärbung der Rinde durch Aetzkali bei *S. Wrightii, Ricasolia discolor, Schaereri, platyloba, dichroa, glomulifera, dissecta, subcorrosa, corrosa, subdissecta, pallida, crenulata* und *erosa,* ferner Erythrinreaktion des Markes mittelst Bleichkalk mit oder ohne vorangehende Befeuchtung mit Kalilauge bei *Sticta Montagnei*, *Ricasolia intermedia, patinifera* und *interversans.*

Das Fruchtgehäuse der Grübchenflechten ist gewöhnlich von ähnlichem Bau wie bei *Lecanora* und enthält mehr weniger Gonidien unter der Rindenschicht; doch fehlen diese auch mitunter. Zu der ersteren Gruppe gehören *Sticta pulmonaria, linita, patula, caperata,*

1) Es ist hiebei auch auf eine Bemerkung Nylander's in Flora 1869 S. 144 Rücksicht zu nehmen; er sagt dort: Observatio est generalis haud praetervidenda, gonidia in ambitu vel summo margine minores esse quam in ceteris partibus thalli, ita ut ea marginalia apud certas Stictas fere duplo minora conspiciuntur quam alibi sunt in eodem thallo.

Wrightii, Stictina retigera, ambavillaria, zu der letzteren *Sticta Lenormandii, Stictina scrobiculata, Weigelii, damaecornis* u. s. w. In anderen Fällen aber, und dies namentlich bei *Ricasolia*, ist das Excipulum parmelioid und ebenso in denjenigen Abtheilungen von *Sticta* und *Stictina* mit gelben Pseudozyphellen, welche Nylander *Parmosticta* und *Parmostictina* genannt hat. Die Nylander'sche Scheidung deckt sich nicht vollständig mit derjenigen von Wainio (Brésil I S. 183, 187, 193 und 194), welcher innerhalb seiner Stikteen-Gattungen Untergattungen auf Grund der An- oder Abwesenheit von Gonidien im Gehäuse bildet, während Nylander (in Flora 1875 S. 303 und 363) zu seinen beiden Untergattungen *Parmosticta* und *Parmostictina* solche Arten zählt, welche mit „apotheciis bene parmelinis et gonidiis usque in summum marginem receptaculi perstratis" ausgestattet sind.

In der nachfolgenden systematischen Gliederung der Gruppe wird — ohne diesen Verhältnissen einen ebenso hohen Werth beizulegen, wie es von Seite des einen und des andern der genannten Autoren geschieht — der Nylander'schen Anschauung der Vorzug eingeräumt.

Auf die Sporenbeschaffenheit bei den Grübchenflechten dürfte wohl desshalb nochmals ein flüchtiger Rückblick geworfen werden, weil sich zwischen ihr und gewissen Eigenschaften des Thallus zwangslos auffallende Andeutungen eines bis jetzt noch nicht aufgeklärten Zusammenhangs nachweisen lassen. Wenngleich dieser Nachweis nicht durch Zahlen geführt werden soll noch kann, einfach weil die Grenzlinie zwischen farbigen und wasserhellen, nadelförmigen und spindelförmigen Sporen keine absolut sichere ist, so darf doch nicht übersehen werden, dass unter den Stikteen mit Pseudozyphellen gegefärbte, unter den mit echten Zyphellen aber farblose Sporen entschieden vorherrschen, ebenso, dass sehr verlängert spindel- und nadelförmige Sporen ausschliesslich bei einer grösseren Gruppe von Arten der Gattung *Ricasolia,* sowie vornehmlich unter denjenigen Gruppen von *Sticta* und *Stictina* vorkommen, welche gelbe Pseudozyphellen besitzen. (Innerhalb der Gattung *Sticta* finden sich allerdings auch bei einer kleineren Gruppe ungestielter mit echten Zyphellen versehener Arten verlängerte Sporen von den Dimensionen 36—80 : 5—8 μ, deren Länge die Breite um das 5—10fache übertrifft. Merkwürdigerweise bewohnt diese kleine Gruppe ausschliesslich die östliche Halbkugel und zwar mit Ausnahme einer einzigen Art deren gemässigte Gürtel.)

Bei den Grübchenflechten werden sehr häufig Soredien- und Isidienbildungen beobachtet. Die Soredien sitzen gewöhnlich auf dem Rande der Lappen, seltener auf der Oberfläche derselben; ihre Farbe ist weiss, grau, bläulichweiss, schmutzig-graublau oder gelb; öfter sind sie einfach, seltener warzenförmig oder korallinisch-warzenförmig; mitunter stehen sie reihenweise. Soredienbildung in der Gattung *Ricasolia* ist sehr selten. Die Isidienbildungen sind bald körnig, bald mehr korallinisch, gelb, braun, braunschwarz bis schwarz.

Ihnen schliesst sich durch Uebergangsformen vermittelt das Vorkommen kleiner, oft vertikal stehender blattartiger, manchmal gekerbter Läppchen an den Rändern des Thallus an. Letztere Erscheinung trifft man wohl am häufigsten an den Grübchenflechten der südlichen Halbkugel, namentlich den neuseeländischen.

Ein bemerkenswerthes, bei den Stikteen mit gelbgrünen Gonidien (ähnlich wie bei allen andern derartigen Flechtengattungen, welche Parallelgattungen mit blaugrünen Gonidien besitzen) häufiges Vorkommen bilden die Zephalodien. Forssell führt in Studier öfver Zephalodierna, Stockholm 1883 (auszüglich in Flora 1884 S. 1—8, 33—46, 58—63 und 177—187) folgende Arten mit Zephalodien an:

Ricasolia amplissima, erosa, Sticta glomeruligera, dichotomoides, caperata, Wrightii, Ricasolia discolor, Schaereri, patinifera, Casarettoana, Sticta Montagnei, Sticta der *coriacea* verwandt, *Ricasolia herbacea, Sticta pulmonaria, linita, laciniata, damaecornis* mit ff. *subnuda* und *canariensis* und var. *sinuosa, Sticta dichotoma, variabilis, lacera* Tayl., *latifrons, subcoriacea, cinereo-glauca, nitida, Urvillei* mit varr. *flavicans, Colensoi* und *orygmaeoides, Sticta orygmaea, aurata, granulata, dissimulata, psilophylla* Müll. (*multifida* Forss. non Laur.), *fossulata, homoeophylla, Freycinetii, episticta, amphisticta,* denen noch *Sticta filix, multifida* Laur. und *Ricasolia adscripta* beigefügt werden können. Die Zephalodien bei *Ricasolia amplissima, erosa, Sticta glomeruligera, dichotoma* und *caperata* gehören zu den strauchförmigen, diejenigen der andern Arten zu den Cephalodia endogena oder pyrenodea. Der Kürze halber wird bezüglich alles Näheren über diesen Gegenstand auf die oben angeführten Abhandlungen Forssell's verwiesen.

Auf den unserer Lichenengruppe eigenthümlichen Geruch weist schon Nylander in Syn. I S. 333 hin. Die Stikteen sind grösstentheils Rindenbewohner, doch trifft man sie auch an moderndem Holze, über Moos, an moosigen Stämmen und Felsen.

Bei den nunmehr folgenden geschichtlichen Darstellungen der Entwickelung unserer Kenntnisse über diese Flechtengruppe und der Bemühungen, eine zweckmässige Eintheilung derselben zu gewinnen, wird namentlich auch die Bedeutung der Zyphellen und Pseudozyphellen für diese Versuche klargelegt und später versucht werden, dieselben in der von uns vertretenen Auffassung für die Systematik ebenfalls zu verwenden.

Die Grübchenflechten wurden zuerst unter den beiden Gattungsnamen *Sticta* und *Lobaria* von den anderen Blattflechten durch Schreber (Gen. Plant. II p. 768) im Jahre 1791 mehr weniger isolirt. Seine *Sticta* umfasst diejenigen Arten, deren Thallus auf der Unterseite „punctis albis excavatis" (d. h. durch Zyphellen im weiteren Sinne) charakterisirt ist. Die zyphellenlosen hieher gehörenden Arten werden mit blattartigen Zetrarien, Parmelien, Physzien, Gyrophoren u. s. w. unter dem anderen Namen zusammengestellt. Acharius (L. U. S. 86 und Syn. S. 230 p. p.) vereinigt denjenigen Theil von *Lobaria* Schreb., welcher mehr weniger aufsteigende Thalluslappen besitzt, ohne Berücksichtigung der An- oder Abwesenheit von

Zyphyllen mit *Sticta,* belässt dagegen, vereinigt mit mehreren Parmeliaarten, *Sticta herbacea* und *glomellifera* wegen des Merkmales „thallo adpresso“ in der Gattung *Parmelia* (Untergattung *Lobaria*), worin ihm unter andern auch Schaerer (En. S. 30) nachfolgt. So finden sich von unseren Grübchenflechten bei Acharius a. d. a. OO. unter *Sticta* und *Parmelia* subg. *Lobaria* aufgeführt als Arten 22, wovon aber zwei (*Sticta hottentotta* = *Parmelia* (*Omphalodium*) *hottent.* und *St. groendaliana* = *Erioderma unguigerum* [Borr.]) nicht hiehergehören, und zwei Varietäten, welche heute selbständige Arten bilden.

Im Jahre 1822 tritt D. Delise mit der ersten Monographie der Grübchenflechten auf (Histoire des Lichens, Genre *Sticta,* mit kolorirtem Atlas), in welcher er alle zu seiner Zeit bekannten, heutzutage in die Familie der *Sticteae* aufgenommenen Lichenen unter dem Gattungsnamen *Sticta* vereinigt. Zur Bildung von Unterabtheilungen der schon recht ansehlichen und seit Acharius an Artenzahl erheblich gewachsenen Gattung greift er in erster Linie nach den aus der An- und Abwesenheit und im ersteren Fall aus der Beschaffenheit der Zyphellen (i. w. S.) sich ergebenden Merkmalen. Zur ersten Hauptabtheilung „Stictae cyphellatae“ zählen „toutes les éspèces dont les cyphelles sont connues ou présumées exister“, zur zweiten, „Pulmonariae“ genannt, „celles qui en sont depourvues“ (a. a. O. S. 18). Erstere zerfallen in 3 Sektionen: 1. cyphellis luteis, 2. cyphellis albis und 3. cyphellis incertis. Der Unterschied zwischen den echten eingesenkten und den punktförmigen Zyphellen ist Delise gar wohl bekannt (a. a. O. S. 38), aber zur Gründung von Unterabtheilungen wird er von ihm nicht verwendet. Im Ganzen (Addenda und Dernière addition mitgezählt) werden 61 Arten und 16 Varietäten beschrieben; hievon sind jedoch abzuzählen: 2 Arten (die von Acharius übernommenen *Sticta hottentotta* und *groendaliana*) und 1 Varietät (*St. hottent.* var. *umbilicata* Del.), welche zu anderen Familien gehören, 2 Arten (*Sticta Féei* und *laeviuscula* Del.), welche als zweifelhaft betrachtet werden müssen, 14 Arten (*Sticta orygmaea* Del., *rufa* Willd., *angustata* Del., *aurigera* Bory, *Desfontainii* Del., *obvoluta* Del., *Beauvoisii* Del., *Thouarsii* Del., *rigidula* Del., *Billardierii* Del., *Boryana* Del., *papyracea* Del., *Canariensis* Bory und *flavescens* Del.), welche heute nicht mehr als solche, sondern nur als Varietäten annehmbar und zwei Arten, welche mit andern vom Autor aufgeführten synonym sind. Endlich fallen 6 Varietäten, darunter *St. pulmonaria* v. *pleurocarpa,* als unerheblich oder unhaltbar weg. Verbleiben dem zu Folge 41 Arten und 23 Varietäten, von Delise neu aufgestellt, neben 5 Arten und 8 Varietäten, welche in seinem Werke wenigstens zum ersten Male veröffentlicht worden sind, gegenüber den 26 vor dem Erscheinen der Delise'schen Monographie bekannt gewordenen Arten.

Von Delise ab erscheinen keine zusammenhängenden Arbeiten oder systematischen Zusammenstellungen der Arten mehr bis auf de Notaris. Dagegen haben wir E. Fries, Persoon, Laurer, Taylor, Schaerer, Montagne und Babington die Bekanntschaft mit zahlreichen neuen Arten und Formen zu verdanken. Fries

(S. O. V. II, 1825, S. 293) veröffentlicht zwei neue Arten, wovon jedoch nur *Sticta magellanica* haltbar ist. Persoon beschrieb in Gaud. Voy. Uran. 1826 S. 200 drei neue Arten, wovon eine *(St. crispata)* verschollen ist; die andern zwei sind heute noch als Varietäten gültig. Von Laurer sind 4 Arten, worunter 3 in Linnaea 1827 p. 38—46, veröffentlicht worden; hievon haben sich *S. multifida* als solche, *S. aspera* als Form der *Stictina argyracea,* und *St. glaberrima* als Form der *S. variabilis* erhalten. Taylor hat verhältnissmässig viele neue Stikta-Arten beschrieben und sind dieselben durch die Revisionen von Nylander (in seiner Synopsis und in späteren Werken), sowie von J. Müller (Lich. Beitr. in Flora 1874—91) einigermassen reduzirt worden. Eine Zusammenstellung der von Taylor (in Mackay Flora Hibern. 1836 und in Journ. Bot. 1847 S. 177—183) veröffentlichten *Sticta*-Arten findet man in Krmplh. Gesch. und Lit. II S. 616—618; dazu kommen noch Taylor's gemeinschaftlich mit J. D. Hooker aufgestellte sog. antarctische Stikta-Arten in Journ. Bot. 1844 S. 647—649 (Krmplh. a. a. O. S. 620). Von den 24 Taylorschen Arten haben 3 mit den Stikteen nichts zu schaffen *(St. rugulosa = Everniopsis trulla, S. Leylandii = Erioderma Leylandii, St. Wallichiana* ist ein *Platysma)*; vom Rest sind 12 schon früher den Lichenologen bekannt gewesen und demnach nur noch neun als autonom oder als Varietäten anzuerkennen, wozu dann noch *S. latifrons* var. *S. Menziesii,* von Hooker in Flor. antarct. aufgestellt, gerechnet werden mag. Von ähnlicher Bedeutung für unsere Kenntniss der Grübchenflechten ist Montagne. Er hat in Syll. S. 324—327 die Beschreibung von 12 Arten aus früheren Werken wiedergegeben, wovon sich 9 bis heute erhalten haben. Aus seiner gemeinschaftlich mit v. d. Bosch verfassten Flechtenflora von Java, wobei er auf Vorarbeiten von Schaerer und von Hepp zurückgreifen konnte, lernen wir noch einige weitere Stikta-Arten kennen.

Wir gelangen endlich zur Behandlung der Stikta-Arten durch G. de Notaris. In Frammenti lichenografici (Giorn. bot. it. 1846 P. I S. 178, Separatabdr. S. 4) gründet er auf eine irrthümliche Beobachtung (vergl. Fr. fil. Gen. Heterol. S. 57 Note 2) sein neues Flechtengenus *Ricasolia* mit den Arten *R. herbacea* und *amplissima.* In einer späteren Abhandlung (Osservatione sul genere Sticta in Mem. della reale Acad. delle scienze di Torino, Ser. II T. XII, 1851) zieht er Seite 161—162 (Sep.-Abdr. S. 3) seine obige Schöpfung wiederum ein. Die letztere Abhandlung befasst sich übrigens mit 17 Arten, worunter acht als neu ausgegeben werden; hievon gilt jedoch nur noch eine einzige als solche, während vier davon noch den Rang von Varietäten behaupten. Es soll nicht unterlassen werden darauf aufmerksam zu machen, dass in dieser Schrift de Notaris sich auf den Standpunkt von Delise stellt und alle Grübchenflechten unter ein Genus subsumirt, welches er in drei Sektionen theilt (erste Sektion: „Cyphellis flavidis sorediiformibus, sporis fuligineo-fuscescentibus, zweite Sektion: „Cyphellis concavis urceolatis, sporis pallide hyalino-lutescentibus", dritte Sektion: „Cyphellis nullis? vel rarissimis". Eine Gruppe mit weissen Pseudo-

zyphellen wird nicht erwähnt). Hieraus ist zu entnehmen, dass der italische Botaniker mit diesen seinen Studien nicht über seine Vorläufer hinausgekommen ist. Er war es, welcher nicht nur die Bemühungen Fée's um die Kenntniss der Lichenensporen wieder aufgriff, sondern auch damit die Tendenz verband, die Sporenbeschaffenheit der Lichenen in systematischer Beziehung zu verwerthen. Diese Versuche waren aber bei unserer Lichenengruppe ohne jegliches Ergebniss und, ähnlich wie Delise eingestehen musste, dass er ausser Stand sei die bei *Sticta* vorkommenden mannigfaltigen Modifikationen in der Beschaffenheit der Apothezien zur Gruppenbildung zu verwenden, so widerstand dieselbe Lichenenfamilie auch den sporologischen Spaltungsversuchen von de Notaris. An die oben erwähnten Autoren schliesst sich noch Babington in Hook. Bot. Antarct. Voy. 1855 und 1860, sowie in Seemann's Bot. Voy. Harald 1852 an; es werden in diesen Abhandlungen sieben *Sticta*-Arten neu beschrieben, von welchen *St. cetrarioides* nicht näher bekannt geworden, fünf dagegen als autonom und eine Art als Varietät anerkannt sind.

Wir sind nun bei Nylander angelangt, dessen nahezu 50jähriger hervorragender lichenologischer Thätigkeit wir auch auf dem hier in Betracht gezogenen Gebiete nicht nur die Bekanntschaft mit einer grösseren Anzahl neuer Arten, sondern auch eine durchgreifende kritische Sichtung des gesammten vorliegenden Materiales, sowie endlich wesentliche, mit bleibenden Erfolgen gekrönte Förderungen in der systematischen Gliederung desselben zu verdanken haben. Unter seinen zahlreichen lichenologischen Schriften kommen für unsere Zwecke in Betracht: 1. Éssay d'une nouvelle classification des Lichens (second mémoire) in Mém. Soc. sc. nat. Cherbourg III, 1855, S. 163—194. Die von de Notaris aufgestellte und von ihm wiederum eingezogene Gattung *Ricasolia* wird hier restaurirt (vgl. Krempelhuber Gesch. und Lit. II S. 321) und ihre Arten unterscheiden sich nach den hier und ebenso in späteren Werken durch Nylander geltend gemachten Merkmalen von allen übrigen Stikta-Arten durch fast ausnahmsloses Fehlen von Soredien, Zyphellen, und Pseudozyphellen, durch in Bündel vereinigte Filzhaare an der Unterseite und meistens in warzige Hervorragungen des Thallus eingeschlossene Spermogonien. 2. Énumération générale (mit Appendice I, Supplément und Appendice II) 1858. Im Texte wandelt der Autor noch vollständig auf den Pfaden seiner Vorgänger, jedoch ist, wie schon aus dem Vorgehenden sich ergibt, die die Gattung *Ricasolia* DN. bereits eingebürgert. Von

Sticta werden 39 Arten, 11 Unterarten und 14 Varietäten, von
Ricasolia 10 „

---

im Ganzen 49 Arten, 11 Unterarten und 14 Varietäten

aufgezählt, welche nach heutigen Anschauungen 64 Arten und Unterarten nebst 10 Varietäten repräsentiren. Dazu kommt noch *Sticta rubella* Hook. aus dem Supplément. In letzterem wird S. 335 ausserdem noch die herkömmliche, auf die von den Zyphellen abgeleiteten Merkmale gegründete Eintheilung wesentlich

verbessert, zum ersten Male der Unterschied zwischen Cyphellae urceolatae und pulverulentae (sorediiformes) klar (vgl. Delise Stict. S. 38—39) festgestellt und demnach die Gattung nach folgendem Schema gegliedert:

A. Cyphellae typice nullae, frons subtus gibberosa.
B. Cyphellae urceolatae.
C. Cyphellae pulverulentae, sorediiformes.
   a. Cyphellae niveo-pulverulentae.
   b. Cyphellae citrino-pulverulentae.

Mit diesen Bemerkungen und im Anschlusse daran mit dem in Flora (Febr.) 1860 S. 65 veröffentlichten Aufsatze: „De Stictis et Stictinis adnotatio“ sind die Grundzüge der Nylander'schen Gliederung der *Stictei* gegeben. Er überträgt hier das bereits früher schon auf *Pannaria* und *Nephroma* angewendete, aus der An- und Abwesenheit und Beschaffenheit der Gonidien abgeleitete Scheidungsprinzip auch auf die Grübchenflechten und kommt in solcher Weise zur schliesslichen Aufstellung der Gattungen *Stictina, Sticta* und *Ricasolia,* deren beide ersteren wiederum nach Maassgabe der im Supplemente zur Enumeratio lichenum hervorgehobenen Differenzen unter den Zyphellen in entsprechende Unterabtheilungen zerfallen. Im Verlaufe desselben Jahres findet diese Neuerung praktische Verwerthung bei der Bearbeitung der Grübchenflechten in Nyl. Syn. I S. 332—374, woselbst

von	*Stictina*	28	Arten,	5	Unterarten und	24	Varietäten,
„	*Sticta*	21	„	5	„ „	27	„
„	*Ricasolia*	15	„	1	„ „	5	„
im Ganzen		64	„	11	„ „	56	„

beschrieben werden. Abgesehen von der nunmehr sich rasch folgenden Einführung zahlreicher neuer Arten in verschiedenen lichenologischen Schriften gibt er uns später noch dreimal einen Ueberblick über die Familie der *Stictei:* das erstemal in Flora 1865 S. 296, woselbst wir

von	*Stictina*	31	Arten,	2	Unterarten und	8	Varietäten und
„	*Sticta*	30	„	1	„ „	18	„

treffen. (Hier und in dem nachfolgenden Aufsatze sind Varietäten und Formen nur theilweise aufgeführt.) Die zweite hieher gehörende Veröffentlichung führt den Titel: Conspectus systematicus Sticteorum und erschien im Bull. soc. Linn. Band II, Serie 2, 1868. Wir finden dort

von	*Stictina*	33	Arten,	3	Unterarten und	9	Varietäten,
„	*Sticta*	34	„	2	„ „	17	„
„	*Ricasolia*	18	„	6	„ „	2	„
im Ganzen		85	„	11	„ „	28	„

Die dritte und seither letzte dieser Publikationen ist in Hue's Bearbeitung der Nylander'schen exotischen Lichenen S. 86—101 enthalten; voraus gingen ihr einige Notizen von Nylander in seinen Addenda ad Lichenographiam europaeam (Flora 1875 S. 363, 1877 S. 233 und 1879 S. 360), welche sich ebenfalls auf die Gliederung der Grübchenflechten beziehen und wohl am besten in tabellarischer

Form ähnlich wie bei Hue-Nyl. Addid. S. 48 unter Mitberücksichtigung von Nyl. Syn. Nov. Zeland. p. 40 vorgeführt werden. Sie bedürfen keiner weiteren Erklärung.

Stictei.

I. *Eustictei.*

1. *Sticta* {*Eusticta* und *Parmosticta* Nyl. in Flora 1875 a. a. O.

2. *Lobaria* Nyl. ebenda.

II. *Stictinei.*

3. *Stictina* {*Eustictina* und *Parmostictina* Nyl. ebenda.

4. *Lobarina* Nyl. in Flora 1877 a. a. O.

III. *Pseudostictei* Nyl. Syn. Nov. Zel. S. 40.

5. *Ricasolia* DN. 1846, *Pseudosticta* Bab. New Zeal. 1855 S. 20.

Nach diesem Schema sind die *Stictei* in dem Werke Hue's behandelt, welches sämmtliche in den Schriften Nylander's vorkommende exotische Lichenen zusammenstellt, und zwar unter Nr. 766 bis 877, 3651 und 3652

von	*Lobarina*	2	Arten,						
„	*Stictina*	37	„	7	Unterarten	und	36	Varietäten	und Formen,
„	*Lobaria*	2	„	—			1	„	„ „
„	*Sticta*	39	„	12	„	„	29	„	„ „
„	*Ricasolia*	23	„	2	„	„	5	„	„ „
	zusammen	103	„	21	„	„	71	„	„ „

darunter von Nylander neu aufgestellt:

von	*Stictina*	7	Arten,	4	Unterarten	und	18	Varietäten	und Formen,
„	*Lobaria*	—		—			—		1 Form,
„	*Sticta*	18	„	6	„	„	9	„	„ Formen,
„	*Ricasolia*	9	„	2	„	„	4	„	„ „
	im Ganzen	34	„	12	„	„	32	„	„ „

Ausser diesen zahlreichen Arten und Formen, welche sich in den Nylander'schen Werken vorfinden, sind aber in neuerer Zeit zudem noch durch von Krempelhuber, Tuckerman, Müller, Jatta und Wainio bisher unbekannte hieherzählende Lichenenarten und Formen veröffentlicht worden. Die Anzahl der annehmbaren unter denselben beträgt etwa 50 Arten und gegen 40 Formen, wovon der bei weitem grösste Theil von Müller herrührt. Der Leser wird sie, sowie die Schriften, in welchen dieselben beschrieben sind, in der Folge kennen lernen. Nur auf Wainio muss hier etwas ausführlicher eingegangen werden, da er mit der Veröffentlichung neuer Stikteen zugleich den Versuch einer neuen Eintheilung der Gruppe verband, welcher scheinbar stark von den bisher bekannten abweicht. Unter Beibehaltung der Tribus *Sticteae* in dem ihr schon von Massalongo und Nylander zugemessenen Umfange theilt sie Wainio (Brés. I S. 182—193) in drei Gattungen: 1. *Pseudocyphellaria* Wainio (mit Pseudozyphellen), 2. *Sticta* (mit echten Zyphellen) und 3. *Lobaria* (ohne Zyphellen). Jede dieser Gattungen zerfällt in vier Untergattungen.

Für die Gattungen 1 und 2 wird hiebei nach folgendem Schema verfahren:

		Pseudocyphellaria	*Sticta*
Exzipulum mit Gonidien	Thallus mit gelbgrünen Gonidien:	*Parmosticta*	*Lecanosticta*
	Thallus mit blaugrünen Gonidien:	*Parmostictina*	*Lecanostictina*
Exzipulum ohne Gonidien	Thallus mit gelbgrünen Gonidien:	*Lecidosticta*	*Eusticta*
	Thallus mit blaugrünen Gonidien:	*Lecidostictina*	*Eustictina*

Schema für die 3. Gattung *Lobaria:*

Exzipulum mit mehrweniger Gonidien	Thallus mit gelbgrünen Gonidien	Filzfasern in dichteren Bündeln:	*Ricasolia*
		Filzfasern locker verwachsen:	*Eulobaria*
	Thallus mit blaugrünen Gonidien:		*Lecanolobarina*
Exzipulum ohne Gonidien, Thallusgonid. blaugrün:			*Lobarina.*

Müller sagt in seiner Kritik über Wainio's Lichens du Brésil in Flora 1891 S. 387: „Eigentlich misshandelt und zerfetzt sind die Stikteen". Ich möchte nicht so scharf aburtheilen. Hätte Wainio seine Tribus *Sticteae* zugleich als einzige Gattung *Sticta* und seine 3 Genera als Sektionen dieser neuen Gattung aufgefasst, so würden wir ganz einfach das eine oder andere der ganz annehmbaren und an und für sich nicht im mindesten inkorrekten Bilder vor uns haben, in welchen uns schon die ältern Autoren die Gattung *Sticta* (im weitesten Sinn) darstellen, gewissermassen mit einer durch Nylander's Aufsatz: „De Stictis et Stictinis adnotatio" nachträglich veranlassten Korrektur aufgefrischt. Jedenfalls aber fehlte Wainio meines Erachtens bei der Abwägung der gegenseitigen Dignität der zur Gliederung einer systematischen Einheit (schon lange vor ihm bekannten und) benutzten Merkmale. Ausserdem hätte nach allem, was über die Gewebslücken der unterseitigen Rinde von mir hervorgehoben worden und eigentlich seit einem oder gar zweien Menschenaltern schon bekannt ist, Wainio's Gattung *Lobaria* in 2 Gattungen getrennt werden müssen, von denen sich die eine mit Wainio's Untergattung *Ricasolia,* die andere mit den vereinigten Untergattungen *Eulobaria, Lecanolobarina* und *Lobarina* deckte. Wainio hat mit Vortheil von der Aufstellung von Parallelgattungen, welche immer mit dem Stigma der Naturwidrigkeit und Künstelei behaftet sind, Umgang genommen und dadurch die Gruppen *Lobaria, Lecanolobarina* und *Lobarina* einander nahe bringen können; würde er sie nicht mit *Ricasolia* vereinigt haben, so hätte er eine ganz tadellose Sektion *Lobaria* geschaffen. Im Uebrigen sind die von den Zyphellen, Pseudozyphellen u. s. w. hergenommenen Unterscheidungsmerkmale der oben zahlreich nachgewiesenen Uebergangszustände halber zur Gattungsbildung absolut unzureichend.

Wenden wir uns nach dieser etwas gedehnten und umständlichen, aber wohl kaum zu umgehenden geschichtlichen Abschweifung zur Betrachtung darüber, welche Stelle und welchen Rang die Stikteen nach den heute gangbaren Anschauungen im System einzunehmen haben und in welcher Weise deren Arten am zweckmässigsten in Gruppen getheilt werden können. Ihre Zugehörigkeit zu den Lichenen mit flächenartig verbreitertem Laube und ihre Verwandtschaft mit den Parmeliazeen, Nephromazeen, Peltigerazeen und Physziazeen scheint mir unbestritten. Die Schildflechten (mit Ausschluss der Nierenflechten) sind durch Fehlen der unterseitigen Rinde und durch bloss symmetrischen, nicht aber aktinomorphen Bau und Schleierbildung der Apothezien von ihnen verschieden. Die Parmeliazeen und Physziazeen besitzen ebenfalls eigenthümliche Haftfasern (solide Faserstränge) an der untern Seite; die erstern haben aber einzellige Sporen und verwachsene Paraphysen. Die Nephromieen, welche den Stikteen im Bau des Lagers am nächsten kommen, unterscheiden sich wesentlich nur durch den zygomorphen Bau der Apothezien und deren Sitz an der Unterseite der Thalluslappen.

Massalongo war wohl der Erste, welcher — obgleich er die Gattung *Sticta* in demselben Umfang wie Delise in sein System aufnahm, also die Grübchenflechten ebensowenig wie dieser in mehrere Gattungen spaltete — die Gruppe als selbständig und ebenbürtig den Parmelieen, Anaptychieen, Peltigereen u. s. w. an die Seite stellte. (Vergl. Mass. Sched. crit. 1855 S. 15, 19, 21 und 25, nebstbei auch Krmplh. Gesch. II S. 223 und 247.) Ihm folgte Nylander 1860 in Syn. I S. 332, Stizenberger in Flechtensyst. 1862 S. 174, Leighton in Great Brit. Ed. III 1872 S. 107, Wainio in Lich. Brés. 1890, I S. 182 und Crombie Brit. Lich. 1894 I S. 264. Aehnlich wie bei Delise werden auch bei de Notaris, Massalongo, Körber Schwendener, Friesfil., Stizenberger (a. a. O.) und Tuckerman sämmtliche Arten der Grübchenflechten in eine einzige Gattung vereiniget; die letztgenannten beiden Lichenologen benützen die Nylander'schen Gattungen *Stictina*, *Sticta* und *Ricasolia* als Untergattungen, während Schwendener nur die ersteren beiden als Untergattungen anerkennt und *Ricasolia* mit der *Sticta* Nylander's zu einer Untergattung vereinigt. Müller in Nov. Zel. anerkennt zwei Gattungen (1. *Stictina* und 2. *Sticta*, mit welch' letzterer er *Ricasolia* verbindet). Am weitesten geht wohl mit den Spaltungen in der Systematik der Stikteen Nylander; wir haben seine drei Subtribus mit fünf Gattungen schon oben kennen gelernt. Wenn wir uns nun mit der Würdigung der proponirten Gattungen befassen und uns dahin entscheiden, je den Inhalt der obigen drei Nylander'schen Subtriben als selbständige Gattungen zu verwerthen und damit gleichsam auf die systematische Auffassung Nylander's vom Jahre 1860 zurückzugreifen, so darf hiebei vielleicht auf das Einverständniss zahlreicher Lichenologen gerechnet werden. Die sorgfältigste Analyse kann nur nach zwei verschiedenen Richtungen durchgreifende, ja in dem einen Fall fast absolute Trennungsmerkmale zur Gattungsbildung in unserer Pflanzenfamilie entdecken; sie beziehen sich in einer Richtung auf die An- oder Ab-

wesenheit der Gewebslücken in der unterseitigen Rinde und in der andern Richtung auf die Natur der Gonidien. Beiderlei Merkmale sind von sehr geringer, wenn auch ungleicher Dignität; das von den Gewebslücken abgeleitete hat immerhin den Vorzug, ein morphologisches zu sein, wenn es auch Gebilde betrifft, für welche wir kaum ein Verständniss besitzen und deren Analoga in anderen Pflanzengruppen von systematisch sehr untergeordneter Bedeutung sind. Das von den Gonidien abgeleitete dagegen ist äusserst problematischer Natur. Als Theilungsprinzip angewendet bewirkt es, dass morphologisch sich sehr nahe stehende Arten weit aus einander gerissen werden, wie *Sticta pulmonaria, Stictina scrobiculata, retigera* u. s. w., ferner *Stictina filicina* und *Sticta Filix, Stictina faveolata* und *Sticta fossulata.* Zum andern — und wenn schon von Fries fil. auf Grund der verschiedenen Natur der Gonidien selbst eine durchgreifende höhere Gruppenbildung in der Flechtenwelt versucht wurde — ist es doch fraglich, wie weit man sich der Verschiedenheit unter den Flechtengonidien behufs Gruppenbildung bedienen darf, auch dann, wenn man keinen besondern Werth darauf zu legen beabsichtigt, dass diese Gonidien eben doch nur in physiologischer Beziehuug zu der systematisch in Rechnung kommenden vegetabilischen Individualität stehen. Soll und darf die Rücksicht auf die Natur der Gonidien — ganz abgesehen von der Flechteneintheilung von Fries fil. und der heute noch fast ungetheilten Anerkennung, welche der Familie der sog. Gallertflechten gezollt wird — schon bei der Bildung von Subtriben in Geltung treten, wie wir es bei Nylander bezüglich der Grübchen-, Schildflechten u. a. (vergl. Hue-Nyl. Addit. S. 48 ff.) sehen, oder erst bei der Bildung von Gattungen, derart, dass wesentliche Verschiedenheit der Gonidien bei sonstiger Aehnlichkeit und selbst unleugbar naher Verwandtschaft Gattungsunterschiede begründen, wie es uns bei Nylander (da und dort) und Müller begegnet? oder gar erst bei der Bildung von Sektionen innerhalb der Gattung, wie bei Tuckerman, Wainio u. A.?

Je näher an der phylogenetischen Wurzel einer Flechtengruppe solch' ein einschneidender, immerhin aber nach heute herrschenden Anschauungen nurmehr künstlicher Keil eingetrieben wird, eine um so gewaltthätigere Trennung bewirkt er nach oben, dem üppiger sprossenden Astwerke zu; um so klaffender werden die Abstände zwischen sonst sich nahestehenden Arten *(Sticta pulmonaria* mit ihren Verwandten muss man bei Nylander in verschiedenen Subtriben zusammensuchen; *Solorina saccata* steht im System desselben Verfassers näher bei *Nephroma arcticum* als bei *Solorinina simensis).* Wird aber von dem kritischen Scheidemittel ein diskreterer Gebrauch gemacht, etwa erst dann, wenn durch andere scheidende Kriterien der Stammbaum der Tribus oder Familie nahe bis zur Erscheinung der letzten systematischen Einheiten hin gegliedert ist, so müsste aus einer derartigen Verzögerung in den letzten Gliederungen der Gattung eine äusserst buntscheckige oder schachbrettartige, jedenfalls ebenso unpraktische wie geschmacklose Mosaikarbeit hervorgehen, welcher

selbst die durch das erstgeschilderte Verfahren erzielte Züchtung auch noch so künstlicher und langgestreckter Parallelreihen bei weitem vorzuziehen wäre. Am besten wählen wir für unsere Zwecke vor der Hand den schon oben angedeuteten Mittelweg zwischen den beiden Extremen — und so tritt uns die ganze Tribus mit ihren drei Gattungen in folgender Charakterisirung entgegen:

Trib. *Stictei* Mass., Nyl. Syn. I S. 322.

I. — *Ricasolia* (DN. Framm. [olim] non Mass. Mem. S. 47) Nyl. Class. II. S. 163. Synon. *Pseudosticta* Bab. New Zeal. S. 20.

Thallus dem Substrate häufig enger anliegend als bei *Sticta* und *Stictina,* stets ungestielt, kaum je mit Soredien besetzt, stets eine weisse Markschicht und gelbgrüne Gonidien enthaltend, letztere meist einzeln, klein, sehr selten zu mehreren in gemeinschaftlichen Hüllen eingeschlossen; unterseitige Rinde stets ohne Gewebslücken, Zellfäden der Filzfasern der Unterseite häufig bündelweis locker verbunden; Oberfläche und Mark des Lagers unter Einfluss von Aetzkali und von Bleichkalk häufig Farbenreaktionen abgebend. Apothezien stets parmelioid, Sporen ohne Poruskanal, Spermogonien häufig in warzigen Erhabenheiten der Thallusoberfläche eingeschlossen. Zephalodien nicht selten.

Die Eintheilung der Arten vollzieht sich zweckmässig nach folgendem Schema:

- Arten mit spindelförmigen, kaum je die Länge von 50 μ erreichenden Sporen, deren Breite höchstens vier mal von ihrer Länge übertroffen wird.
  - Arten mit ununterbrochenem Faserfilz.
  - Arten mit netzartig unterbrochenem Faserfilz.
- Arten mit langgestreckten bis nadelförmigen Sporen von 40—90 μ Länge, welche deren Breite ums 5—20fache übersteigt.

Zur Vermittelung des Uebergangs von den in Nylander's System vorausgehenden Parmeliazeen zu den Stikteen halte ich diese Gattung für die geeignetste und stelle sie daher obenan — auf sie folgt die durch ihre Gonidien nächstverwandte Gattung *Sticta,* welche von einigen Neuern mit *Ricasolia* zu einer Gattung zusammengelegt wird.

II. — *Sticta* (Schreb.) Nyl. in Flora 1860 S. 65.

Thallus von Substrat sich meist in (bis senkrecht) aufsteigender Richtung abhebend, blattartig, auf verschiedene Weise getheilt, zuweilen mit einem kurzen oder längeren Stiel, häufig am Rande und an der Oberfläche mit Soredien besetzt, stets mit gelbgrünen kleinen solitären Gonidien. Unterseite stets mit Gewebslücken, seltener in Gestalt von unregelmässigen grösseren Flecken oder viel häufiger in Gestalt kleinerer regelmässigerer rundlicher Zyphellen oder Pseudozyphellen besetzt. Unterseitiger Faserfilz aus vorherrschend isolirten kurz gegliederten Zellfäden bestehend. Oberfläche und Mark des

Lagers zuweilen mit Kalilauge, seltener auch mit Bleichkalk Farbreaktionen abgebend. Apothezien meistens lekanoroid, selten parmelioid. Sporen zuweilen mit einem Poruskanal. Spermogonien ins Lager eingesenkt, sehr selten in warzigen Erhebungen eingeschlossen. Zephalodien häufig vorkommend.

An diese Gattung schliesst sich aufs Engste die nachfolgende

III. — *Stictina* Nyl. l. c., Müll. Nov. Zel. S. 9

und unterscheidet sich wesentlich von ihr durch ihre Gonidien, welche hier blaugrün und stets durch gemeinsame Hüllen (Mutterzellhäute) zu kleinen Gruppen verbunden sind. Farbreaktionen, und zwar der Markschicht, durch Aetzkali selten; Soredien häufig, Zephalodien stets fehlend. Apothezien meist lekanorinisch, sehr selten parmelioid. Spermogonien stets im Laube eingeschlossen.

Die Gattung *Stictina* bildet den Uebergang von den Grübchen- zu den Schildflechten, welch' letztere bekanntlich mehrfach Sippen mit ähnlich beschaffenen Gonidien aufweisen.

Stictina und *Sticta* sind Parallelgattungen; die Unterabtheilungen beider können ganz nach ein und demselben Prinzip gleichartig gebildet werden wie folgt:

Arten mit Gewebslücken der unterseitigen Rinde in Form weisser unregelmässiger Flecke. Lacunomaculatae.

Arten mit Gewebslücken in Form von Pseudozyphellen. Pseudocyphellatae.

- Pseudozyphellen weiss. Leucopseudocyphellatae.
- Pseudozyphellen gelb. Xanthopseudocyphellatae.

Arten mit Gewebslücken in Form von echten Zyphellen. Cyphellatae (oder Eucyphellatae)

- ohne Stielbildung,
- mit Stielbildung.

II. Spezieller Theil.

I. — RICASOLIA.

a) Sporen kürzer, nur bis viermal länger als dick, die Länge von 50 μ kaum überschreitend.

α) Faserfilz ununterbrochen zusammenhängend.

Bei folgenden Arten sind die Sporen zweigliedrig: *R. adpressa, platyloba, intermedia*, *Holstiana, Comorensis* und *herbacea;* bei allen übrigen aber 2—4-gliedrig. *R. subcorrosa* ist nur im sterilen Zustande bekannt.

1. *R. asticta* (Nyl. Syn. Nov. Cal. S. 17). Gonidien 6—7 μ im Dm., Sporen viergliederig, braun, 30—40 μ lang, 6—7 μ dick. — Neukaledonien.

   Var. *hypoleuca* (Müll. L. B. 407, 567). Sporen 4-gliederig, wasserhell, 33—37 μ lang, 10 μ dick. — Queensland.

2. *Ricasotia discolor* (Bory Hb., Del. Stict. S. 136) Nyl. Syn. I S. 367. Thallus K± gelb. Sporen 2—4-gliederig, bräunlich, 26—36 μ lang, 9—11 μ dick. — Auf Rinde, Bourbon, Madagaskar, Ostindien, Neukaledonien, wärmeres Amerika.
3. *R. Schaereri* (Mnt.-v. d. Bosch Java S. 14) Nyl. Syn. I S. 367. Synon. *Parmelia stictaeformis* Schaer. in Moritzi Verz. S. 128. Exs. Zoll. 1799 p. p. Thallus K± gelb. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell oder etwas bräunlich, 30—40 μ lang, 10—12 μ dick. — Auf bemoosten Stämmen in Wäldern, Java, Borneo, Australien, Neuguinea.
4. *R. adpressa* (Müll. L. B. 1633). Sporen 2-gliederig, bräunlich, 32 μ lang, 9 μ dick. — An Baumstämmen, Manipur (Ostindien).
5. *R. glaberrima* (DN. Stict. S. 16 non Laur. in Linnaea 1827 S. 42) Nyl. Syn. I S. 367. Thallus K=. Sporen 2—4-gliederig, farblos, 26—30 μ lang, 9—10 μ dick. — Auf Baumrinde, Brasilien.
6. *R. platyloba* Nyl. (Hb. Thuret et Syn. I S. 370) in Flora 1869 S. 314. Thallus K± gelb. Sporen nach brieflicher Mittheilung des Autors spindelförmig, 2-gliederig, 34—44 μ lang, 9—11 μ dick. — Mexiko.
7. *R. intermedia* Nyl. in Flora 1858 S. 379. Thallus CaCl∓ erythrinhaltig. Sporen 2-gliederig, blassbraun, 34—46 μ lang, 9—11 μ dick. — An Baumrinde, Mexiko.
8. *R. interversans* Nyl. in Flora 1886 S. 172. Thallus K(CaCl)∓, Sporen 2—4-gliederig, 34—36 μ lang, 7—8 μ dick. — Insel San Thome (Guinea).
9. *R. subcorrosa* Nyl. Mex. pl. S. 4, id. Consp. St. S. 9. Thallus CaCl∓, steril. — Mexiko.
10. *R. Holstiana* (Müll. in Engl. Jahrb. XX S. 253). Sporen spindelförmig, 2-gliederig, bräunlich, 30 μ lang, 8—10 μ dick. — An Bäumen, Usambara.
11. *R. Comorensis* (Krmplh. Afr. S. 138). Sporen spindelförmig, 2-gliederig, wasserhell, 35—37 μ lang, 6—8 μ dick. — Auf Rinde, Insel Johanna (Komoren).
12. *R. herbacea* (Huds. Fl. Angl. S. 544) DN. Framm. S. 7, Nyl. Prodr. S. 54. Synon. *Lich. laetevirens* Lightf. Scot. S. 852. Exs. Cromb. 40, Desm. Ed. II 640, Dicks. 23, Ehrh. 50, Flagey (Nummer mir unbekannt), Fr. Suec. 334, Hepp Fl. E. 593, Husn. 187, Larb. Lich. Hb. 326, Leight. 75, Lojka L. U. 221, Malbr. 167, Mand. Mad. 28, Rbh. 233, Schaer. 560, Schimp. Un. it. anni 1865, Welw. Lus. 4. Thallus K=, Sporen 2-gliederig, blassbräunlich, 36—64 μ lang, 9—12 μ dick. — An Felsen und Baumstämmen, Europa, Afrika, Amerika.

    Var. *Guthnickii* Naeg. in Hb. Schaer. „Thallo magis nitido“. — An Obstbäumen, Azoren.

    Var. *microphyllina* (Schaer. Spic. S. 461, id. En. S. 35). „Thallo microphyllino imbricato“. — An schattigen Felsen, Handegg-Guttannen (Schweiz), Westfalen, westl. Frankreich, Ohio.

β) Faserfilz netzartig unterbrochen.

Sporen bei *R. Carassensis* unbekannt, bei sämmtlichen anderen Arten 2—4-gliederig. Reaktion des Thallus nur bei *Ricasolia Fendleri* fehlend.

13. *Ricasolia dissecta* (Sw. Ind. occ. S. 1902, Ach. Meth. S. 279) Nyl. Syn. I S. 370. Synon. *Sticta peltigera* Del. Stict. S. 150, *S. straminea* Fée Suppl. S. 126, *S. denudata* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 182. Exs. Lind. 113. Thallus K± gelb, K(CaCl)∓. Sporen 2—4-gliederig, hellbraun, 30—40 μ lang, 10—12 μ dick. — An Waldbäumen, tropisches Amerika.

Var. *minor* Nyl. Syn. I S. 371. „Thallo minore angustius diviso, sporarum longitudine ad 40 μ". — Tropisches Amerika.

14. *R. Fendleri* (Mnt.-Tuck. Ann. sc. nat. Bot. Sér. IV, 7 S. 144) Nyl. in Flora 1869 S. 314 (vergl. Nyl. Exot. S. 244 unter *R. dissecta*). Exs. Lind. 2515. Thallus K= oder auf der Oberfläche leicht gelblich. Sporen 2—4-gliederig, 35—45 μ lang, 10—12 μ dick. — An Baum- und Palmstämmen, tropisches Südamerika.

15. *R. Carassensis* (Wain. Brésil I S. 100). „Thallus K∓ rubens". Steril. — An Baumrinde, Brasilien.

16. *R. corrosa* (Ach. L. U. S. 451) Nyl. Syn. I S. 371. Synon. *Lichen dissectus* Sw. Prodr. S. 147. Thallus K± gelb. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell bis bräunlich, 30—35 μ lang, 10—12 μ dick. — An den Stämmen der Waldbäume, tropisches Amerika.

17. *R. subdissecta* Nyl. Exot. S. 214 et Syn. I S. 372, Exs. Lind. 713, 2543. Thallus K± gelb. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell bis bräunlich, 34—35 μ lang, 11—13 μ dick. — An Baumrinde, tropisches Amerika.

F. *scrobiculata* Nyl. in Flora 1864 S. 618. Exs. Lind. 66. — Neugranada.

F. *deplanata* Nyl. ib. Exs. Lind 79. „Thallo plano, apotheciorum margine crenulato, sporis majoribus 34—46 μ longis, 13—15 μ latis". — Mexiko, Neugranada.

b) Sporen länger, 40—90 μ erreichend, 5—20mal länger als dick.

Bei *R. olivacea, quercizans* und *cuprea* sind sie 2-, bei den übrigen 2—8-gliederig. Bei den von Professor Müller aufgestellten Arten ist die Wirkung der üblichen Reagentien noch nicht untersucht.

18. *R. dichroa* Nyl. Exot. S. 254 und Syn. I S. 368. Thallus K± gelb, Sporen verlängert spindelförmig, wasserhell bis bräunlich, 70—75 μ lang, 6 μ dick. — Auf Rinde, Madagaskar, Bourbon.

19. *R. glomulifera* (Lightf. Scot. S. 853, Del. Stict. S. 129) Nyl. Mt.-D. exs. 26 und Prodr. S. 54. Synon. *Lichen amplissimus* Scop. carn. II S. 386. Exs. Anzi Lang. 372, Arn. 1217, Cromb. 138, Desm. Ed. II. 639, 1239. Erb. critt. 32, Fr. suec. 327, Hepp Fl. E. 594, Krb. 365, Larb. Caes. 62, Leight. 110, Le Jolis 55, Malbr. 314, Mass. 105, M.N. 346, Nyl. Mt.-D. 26, Rbh. 189, Roumg. 116, Schaer. 559, Schleich. 80, Schultz 1393, Stenh. 11, Tuck. 105. Thallus K± gelb. Sporen 4-gliederig,

wasserhell, 36—70 μ lang, 6—7 μ dick. — An Baumstämmen, Europa, Asien, Nordamerika, Neuseeland.

Var. *exsecta* Nyl. Syn. I S. 379 „angustius laciniata, laciniis profundius sinuatis absque cephalodiis. — An Baumrinde, Mandschurei.

20. *Ricasolia adscripta* Nyl. in Flora 1865 S. 299. Synon. *R. asperula* Strt. p. p., *Sticta herbacea* Bab. New Zeal. p. 20. Thallus K=, K(CaCl)∓, Sporen (nach Nyl. Japon. S. 31) 4—6-gliederig, bräunlich, 38—60 μ lang, 7—9 μ dick. — An Baumstämmen, Japan, Neuholland, Neuseeland.
21. *R. adscripturiens* Nyl. Jap. p. 31. Thallus K(CaCl)∓. Sporen 2—4-gliederig, 35—65 μ lang, 5—7 μ dick. — An Baumstämmen, Japan.

Var. „subtus punctis albis pseudocyphelloidiis conspersa“ Nyl. l. c. — Japan.

22. *R. Faxinensis* (Müll. L. B. 237). Sporen nadelförmig, 4-gliederig, 65 μ lang, 3,5 μ dick. — An bemoosten Stämmen, Brasilien.
23. *R. marginata* Müll. L. B. 807. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell bis bräunlich, 40—50 μ lang, 4,5—6 μ dick. — An Baumästen, Madagaskar.
24. *R. flava* (Müll. Yatab. S. 193). Sporen 2—4-gliederig, 30—70 μ lang, 6—7 μ dick ($4^1/_2$—10 mal länger als breit). — Japan.
25. *R. pallida* (Hook. in Kunth Aequ. S. 28) Nyl. Syn. I S. 372. Synon. *S. Kunthii* Del. Stict. S. 126, *Parmelia fulvella* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 168. Exs. Lind. 2514. Thallus K+. Sporen 6—8-gliederig, wasserhell, 30—70 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumstämmen, tropisches und südlicheres Amerika.
26. *R. tenuis* (Wain. Brésil I S. 199). Thallus K(CaCl)∓ blassröthlich. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell bis blassgelbbraun, 58—68 μ lang, 3—3,5 μ dick. — An Baumstämmen, Brasilien.
27. *R. crenulata* (Hook. in Kunth Aequ. S. 23, Del. Stict. S. 128) Nyl. Syn. I S. 372. Synon. *Parmelia phyllocarpa* Meyer in Spr. Syst. veg. IV S. 329. Exs. Lind. 13. Thallus K+ gelb, K(CaCl)∓ blassröthlich. Sporen verlängert spindelförmig, 8-gliederig, 62—78 μ lang, 6—8 μ dick. — An Baumstämmen, Sandwichinseln, tropisches Amerika.
28. *R. olivacea* (Wain. Brésil I. 3. 197). Thallus ohne Reaktionen. Sporen 2-gliederig, schwach bräunlich, 54—66 μ lang, 3,5 μ dick. — An Baumstämmen, Brasilien.
29. *R. quercizans* (Mich. Bor. Am. II S. 324 [1803], Ach. Syn. S. 324 non Del. Stict. S. 84). Synon. *Parmelia erosa* Eschw. Bras. S. 211, *Ricasolia erosa* et *crenulata* var. *stenospora* Nyl. Syn. I S. 371, 373, *Sticta lacunosa* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 180. Exs. Wright 66, Lind. 2836. Thallus K+ gelb, Sporen 2-, selten mehrgliederig, wasserhell, 50—90 μ lang, 4,5 μ dick. — An Baumstämmen und Felsen, Kap g. H., Natal, Transvaal, Bourbon, St. Mauritius, Alabama, Karolina, Kuba, Neugranada, Brasilien.

F. *aequalis* (Wain. Brés. I S. 196) „Thallo superne laevigato“. — An Bäumen in Brasilien.

Var. *Casarettoana* (DN. Stict. S. 18.) Nyl. in Hue Exot. 884. „Subtus tomento fusco-nigro obsita, passim ibi et in ambitu calva". Sporen nach der Abbildung bei de Notaris 4- bis mehrgliederig, 67—74 μ lang, 3,5—4 μ dick. — Brasilien.

30. *Ricasolia cuprea* Müll. Parag. S. 3. Sporen 2-gliederig, wasserhell bis bräunlich, 55—62 μ lang, 4—4,5 μ dick. — Brasilien, Paraguay.
31. *R. excisa* (Müll. L. B. 1632). Sporen 4-gliederig, 75—90 μ lang, 5—6 μ dick. — An faulenden Baumstämmen, Jamaika, Neugranada.
32. *R. patinifera* (Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 172) Müll. L. B. 1249. Synon. *R. sublaevis* Nyl. in Flora 1868 S. 321, *R. erosa* var. *subherbacea* Nyl. ib. 1869 S. 314, *R. erosa* var. *laevis* Müll. L. B. 179. *Lobaria americana* Wain. Brés. I S. 195. Exs. Mand. Mad. 30. Thallus CaCl∓, Sporen wasserhell, durch Alter bräunlich (2—) 4—8-gliederig, 52—90 μ lang, 3—5 μ dick. — Madeira, Kap g. H., Natal, Transvaal, Usambara, Madagaskar, Bourbon, St. Mauritius, Nord- und Südamerika.
33. *R. tristis* Müll. L. B. 1140. Sporen 4-gliederig, wasserhell bis bräunlich, 60—70 μ lang, 5—6 μ dick. — An Baumrinde, Sibirien.
34. *R. Yatabeana* (Müll. L. B. 1597). Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 75—85 μ lang, 5 μ dick. — Japan.
35. *R. Hartmanni* Müll. L. B. 568. Sporen 2—4-gliederig, 40—45 μ lang, 4,5 μ dick. — An Bäumen, Queensland.

II. — STICTA.

A. Gewebslücken der unterseitigen Rinde in Form von unregelmässigen Flecken, Lacunomaculatae. Hieher *Lobaria* Nyl. in Flora 1877 S. 233 und *Eulobaria* Wain. Brés. I S. 194.

36. *S. Oregana* Tuck. Bull. Torr. Bot. Club V, 4 S. 29. Sporen spindel- bis nadelförmig, 4-gliederig, wasserhell, 44—75 μ 6—9 μ dick. — An Bäumen, Oregon.
37. *S. pulmonaria* (Dorst. Botanicon fol. 240 [1540], Ach. Prodr. S. 152) Schaer. En. S. 30. Synon. *Parmelia pulmonacea* Ach. Meth. S. 220, *Lobaria pulmonacea* Nyl. in Flora 1877 S. 233. Exs. (nach Arnold) Anzi It. sup. 98, id. Lang. 231, Arn. monac. 291 (f. angustata), Bad. Krypt. 258 AB, Barth 21, Crombie 37, Del. 9, Desm. 641, 1241, Erb. critt. 740, Flag. 70, Flke. 174, Fw. 84, Fr. 77, Funck 99, 112, Hepp K. Z. 38, id. Fl. E. 591, 53 (f. angustata), Jatta 8, Kern. 784, Körb. 388, Leight. 74 (f. angustata), Le Jolis 53, Ludw. 176, Malbr. 165, Mass. 38, M. N. 62, Mudd 64, Norrl. 37, Nyl. Mt.-D. 22, Oliv. 17, Rbh. 54, 657, Reichb.-Schub. 134, Roth 9, Roumg. 114, Schaer. 384, 500, Schultz 499, 1329, Schweiz. 558 (568 mit *Celidium Stictarum*), Smmrf. 151, Stnh. 10, Trev. 75, Tuck. 68, Welw. 2, Westd. 811. Sporen 2 (—4)-gliederig, wasserhell, 18—30 μ lang, 5—9 μ dick.— An Baumstämmen in Waldungen und an bemoosten Felsen in allen 5 Erdtheilen.

F. *aggregata* Del. Stict. S. 143. „Apotheciis tubercula cepha-

loidea proferentibus". — An Felsen und alten Eichenstämmen, Frankreich, Schottland.

F. *papillaris* Del. ib. S. 144. „Marginibus loborum passim isidiosis". — Frankreich, tropisches Ostafrika, Madeira, Teneriffa, St. Mauritius, Japan, China, Queensland.

F. *hypomela* Del. l. c. „Interstitiis reticulatis paginae inferioris nigricantibus". Exs. Cromb. 136, Mand. Mad. 26. — An alten Baumstämmen und Felsen bei Vire in Frankreich, England, Wales, Schottland, Madeira, Kap g. H., Transvaal, China, Japan, Australien, Nordamerika.

38. *Sticta linita* Ach. Syn. S. 234. Exs. Anzi Lang. 47, Arn. 449, Erb. critt. 566, Fellm. 73, Hepp Fl. E. 368, Rbh. 207, Schaer. 385, Zw. 524. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 26—36 μ lang, 9—10 μ dick. — Auf bemooster Erde und an Felsen, Europa, nördliches Asien, Nordamerika.

F. *ochroleuca* Nyl. Syn. I S. 353. „Thallo saepe majore, margine dissecto, alboflavicante". — Arktisches Amerika.

F. *complicata* Fr. fil. Spitzb. S. 12. „Laciniis brevioribus auriculatis". — Waigatsch- und Fosters-Insel im nördlichen Eismeere.

F. *Garovaglii* (Schaer. En. S. 30). Exs. Erb. critt. 185, Rbh. 188. „Thallo teneriore, pallidiore, magis diviso subtus uniformiter pallide testaceo." — An Felsen, Veltlin.

B. Gewebslücken der Unterrinde in Form von Pseudozyphellen. Pseudocyphellatae. Deren Sporen sind meist braun.

a) Mit weissen Pseudozyphellen, Leucopseudocyphellatae.

39. *S. coriacea* Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 648, *Ricas. coriac.* Nyl. Syn. I S. 366. Thallus K= oder K+ rosenröthlich. Gonidien 3—8 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, 28—34 μ lang, 10 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

40.* *S. elaphocera* (Nyl. in Krmplh. Nov. S. 116). Synon. *Ricasolia elaph.* Nyl. in Hue Exot. 866. Steril. — Neuseeland.

41. *S. dissimulata* Nyl. Syn. I S. 362 et in Nov. Zel. 1888 S. 37. Synon. *S. Richardii* Mnt.-v. d. Bosch Java S. 11 non Mnt. Syll. S. 325, *S. sulfurea* Schaer. in Mor. Verz. S. 127, *S. dichotoma* Mnt.-v. d. Bosch Java S. 12 p. p. Exs. Zoll. 1860. Thallus K=. Gonidien 6—11 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, braun, 23—32 μ lang, 6—8 μ dick. — An Baumstämmen, Manila, Java, Amboina (gesammelt v. G. Karsten, Hb. Stzb.), Neuholland, Neuseeland, Chile.

42.* *S. multifida* Laur.[1]) in Sieb. exs. 55, Nyl. Syn. I S. 363 ? nec id. New Zeal. S. 248 nec id. Nov. Zel. 1888 S. 37, Krmplh. Exot. S. 318 t. IV F. 2. Exs. Sieb. 45. Gonidien im Sieber'schen

1) In Nyl. Syn. I S. 363, Krmplh. Exot. S. 318 und dessen Austr. S. 335 wird Laur. in Linn. 1827 S. 41 als ursprüngliche Quelle angezogen; aber ich finde dort wohl eine *S. dissecta,* durchaus aber keine *S. multifida* vor.

Original 4—6, in einem Kurz'schen Exemplar aus Java 6—8 μ im Dm. — Java, Neuholland, Fidschi-Inseln.

43. *Sticta stenophylla* Müll. L. B. 403. Steril. — Neukaledonien.

44. *S. fossulata* Duf. Hb., Nyl. Syn. I S. 363. Synon. *S. Flotowiana* Laur., *S. impressa* Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 648 p. p., *S. carpoloma* Rich. Astrol. S. 30. Exs. Arn. 1215, Lojka L. U. 119. Thallus K=. Gonidien 10—20 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, braun, 20—32 μ lang, 8—11 μ dick. — Neuholland, Tasmanien, Neuseeland, Chile.

F. *linearis* (Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 647.) Nyl. Syn. I S. 364. „Thallo minore obscuriore lurido, subtus plerumque fuscescente". — Tasmanien, Chile?

F. *divulsa* (Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 182). Synon. *S. Richardii* v. *rufovirescens* Bab. New Zeal. S. 14. „Angustius divisa, fuscescens non glauca". Sporen 2-gliederig, bräunlich, 27—33 μ lang, 7—9 μ dick. Vergl. Müll. L. B. 1296. — Neuseeland, südliche Inseln Chiles, Magellanstrasse.

F. *Richardii* (Mnt. in Bab. New Zeal. S. 13) Nyl. Syn. I S. 364. „Thallo majore glaucescente, gonidiis diam. 10—20 μ". — Neuseeland, Chile, Chonosarchipel, Kap Hoorn.

Obige 3 Formen sind untergeordneten Ranges.

Var. *subcyphellata* Nyl. Syn. I S. 364. „Cyphellis urceolato-impressis vix pseudocyphellis, gonidiis diam. 8—16 μ, apotheciis marginalibus". — Madagaskar, Neuseeland, Chile.

45. *S. cellulifera* Hook. fil.-Tayl. in Bot. Journ. 1844 S. 647, Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 38. „Thalli medulla K+ flavente, gonidiis diam. 9—14 μ". Sporen 2-gliederig, braun, 20—30 μ lang, 7—8 μ dick. — Neuseeland, Südspitze Amerikas nach Jatta (?).

Var. *Billardierii* (Del. Stict. S. 99) Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 28. „Thallo minore, laciniis angustioribus, K∓, gonidiis ut in typo".

F. *expallida* (Krmplh. Austr. S. 336. „Thallo sordide pallido vel livido, subtus partim tomentoso partim nudo, tomento brevi fuscescente". — Neuholland, Chile.

F. *lacinulata* (Krmplh. Nov. S. 120). Synon. F. *lobulifera* Müll. Kap Hoorn S. 156. „Compacta, marginibus laciniarum lobulatis". — Neuseeland, Kap Hoorn. Beide Formen scheinen untergeordneten Werthes zu sein.

46. *S. subvariabilis* Nyl. in Flora 1867 S. 439. Steril. Gonidien 7—16 μ im Dm. — An Baumstämmen, Manila, Neuseeland.

47. *S. propaginea* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 178, Müll. L. B. 1307. Gonidien ca. 10 μ im Dm. Pseudozyphellen wie bei vorhergehender Art. Sporen röthlichbraun, 20—23 μ lang, 7—8 μ dick. — Auf Aestchen in Surinam.

48. *S. psilophylla* Müll. Knight. S. 8. Synon. *S. multifida* Nyl. Syn. I S. 363 saltem p. p., id. New Zeal. 1866 p. 218 und Nov. Zel. 1888 S. 37 non Laur. in Sieb. exs. 55. Exs. Arn. 1198, Lojka L. U. 118. Gonidien 4—10 μ im Dm. Sporen 2-zellig, braun, 23—42 μ lang, 7—11 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

F. *amphicarpa* Müll. Knight. S. 9. „Laciniis (raro) utraque pagina apotheciiferis“. — Neuseeland.

49. *Sticta leucophylla* Müll. L. B. 1498. Steril. — Neuguinea.

50. *S. quercifolia* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 177 non Del. Stict. S. 97. Synon. *S. canariensis* Schaer. in Mor. Verz. S. 127 non Del. Stict. S. 114, *S. sulfurea* Schaer. l. c. p. p., *S. dichotoma* Mnt.-v. d. Bosch Java S. 12 p. p., *S. punctulata* Nyl. En. S. 102, *S. impressa* Al. Braun Hb. Exs. Zoll. 1799 p. p. Gonidien 7 μ im Durchmesser, Sporen 4-gliederig, braun, 25—27 μ lang, 7—9 μ dick. — Zeylon, Philippinen, Java, Australien.

51. *S. prolificans* Nyl. Exp. Nov.-Cal. S. 42. Gonidien 6—7 μ dick, Sporen 2—4-gliederig, braun, 23—30 μ lang, 8—11 μ dick. — An Baumstämmen, Neukaledonien.

52. *S. Valdiviana* Nyl. n. sp. in Hb. Stzb. „Similis vel subsimilis *S. prolificanti* sed reactione thalli ut in *S. Billardierii* (K+). Variat etiam thallo subfaveolato“ Nyl. in lit. 25. IV. 94. Steril. — Bei Valdivia gesammelt von Dr. H. Hahn.

53. *S. homoeophylla* Nyl. in Flora 1867 S. 439. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell oder blassbräunlich, 24—32 μ lang, 8 μ dick. Zephalodien an der Unterseite des Thallus. — An Baumstämmen, Neuseeland.

54. *S. episticta* Nyl. in Flora 1865 S. 299 und New Zeal. S. 248. Syn. *S. argyracea* Bab. New Zeal. Gonidien 7—11 μ im Dm., weisse Pseudozyphellen an der Ober-, nur selten an der Unterseite. Steril. — An Baumstämmen und Felsen, Neuseeland.

55.* *S. amphisticta* Kn. New Zeal. 1880 S. 367, Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 40. Exs. Lojka L. U. 115, Zw. 892. Weisse Pseudozyphellen, öfter mit ausgesprochenem Rande, demnach in echte Zyphellen übergehend, auf der Unter- und weissen Pseudozyphellen ähnliche Punkte auf der Oberseite. Sporen 2—4-gliederig, braun, 27—37 μ lang, 5—7 μ dick. — Neuseeland.

F. *platyloba* Müll. Knight. S. 9. — Neuseeland.

56. *S. Freycinetii* Del. Stict. S. 124. Synon. *S. glabra* Hook.-Tayl. Antarct. S. 84 saltem p. p., *S. Delisea* Fée in Del. Stict. S. 94 (Apothezien mit parasitischem Celidium). Exs. Lechl. 980, 65 b, Lojka L. U. 121. Gonidien 9—14 μ im Dm. Sporen 4-gliederig, farblos, 22—30 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumstämmen und Felsen, Neuholland, Tasmanien, Neuseeland, Auckland- und Kampbellinseln, Chile, Juan Fernandez, Falklandinseln, Maluinen.

F. *glabrescens* Müll. L. B. 565. „Laciniis gracilioribus infra glabratis, versus marginem tantum obsolete tomentellis“. — Neuseeland, Auckland- und Kampbellinsel.

Var. *isidioloma* Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 39. „Gonidiis diam. ca. 10—12 μ, margine passim isidiose fibrillifero“. — Neuseeland.

F. *prolifera* Müll. L. B. 565. Syn. *S. chloroleuca* Hook. fil.-Tayl. Journ. Bot. 1844 S. 649, *S. Freycin.* var. *stauromatica* Krmplh. Nov. S. 119. „Subtus medio tomento denso pannoso

atrofusco versus marginem rarescente vestita". — Tasmanien, Neuholland, Neuseeland.

F. *tenuis* Müll. L. B. 565. „Priori similis sed laciniis magis membranaceis ultimisque copiosius crenato-lobulatis". — Neuholland, Neuseeland.

F. *conjungens* Müll. L. B. 565. „Laciniis prolificantibus gracilibus infra nudis, nigratis, passim in centro pannoso-tomentosis". — Neuholland.

57.* *Sticta lactucaefolia* Pers. Uran. S. 199, Nyl. Fueg. S. 26. Synon *S. fulvocinerea* Mnt. Pôle Sud S. 184, *S. Freyc.* var. *latifolia* Fw. in Lechl. Macl. exs. 65. „Sporae fusiformes 3-septatae longit. 30 μ, crassit. 7 μ. — An Baumstämmen, Kap Hoorn.

58. *S. demutabilis* Krmplh. Süds. S. 6. Sporen 2-gliederig, braun, 26—30 μ lang, 8 μ dick. — An Bäumen, Neuholland, Sawai Samoa.

59. *S. Karstenii* Müll. L. B. 313. Sporen 2-gliederig, braun, 26—30 μ lang, 8 μ dick. — Nordqueensland in Neuholland.

var. *linearis* Müll. L. B. 1007. „Laciniis angustis 1—1,5 mm latis". — Queensland.

60. *S. subcoriacea* Nyl. in Flora 1865 S. 29, id. New Zeal. S. 247, id. Nov. Zel. 1888 S. 34. Synon. *S. canaliculata* Kn. New Zeal. 1878 S. 282. Sporen 2-gliederig, braun, 23—33 μ lang, 9—13 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

b) mit gelben Pseudozyphellen, Xanthopseudocyphellatae.

α) mit lekanorinischem Fruchtgehäuse.

Die ersten beiden der hieher zählenden Arten haben weisses Mark und ungefärbte Sporen, die vier übrigen Arten dagegen gelbes Mark und braune Sporen. Unbekannt geblieben ist mir *S. hirta,* welche ich nach dem Vorgange Müller's (Nov. Zel.) einreihe.

61. *S. nitida* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 178, Nyl. Syn. I S. 359. Synon. *S. flabellata* Mnt. Chil. S. 114. Exs. Lechl. Chil. 598, 600. Sporen 4—6-gliederig, farblos, 28—45 μ lang, 6—8 μ dick. — An Baumstämmen Chile, Chiloë, Patagonien.

62.* *S. vaccina* Mnt. Chil. S. 10, Nyl. Syn. I S. 395. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 26—30 μ lang, 4,5—5 μ dick. — Chile, Patagonien, Feuerland.

63. *S. endochrysa* Del. Stict. S. 43, Nyl. Add. Chil. S. 179. Synon. *S. Lechleri* Fw. in Lechl. Macl. exs. 65 a. Sporen 2—4-gliederig, braun, 21—40 μ lang, 5—7 μ dick. — An Baumrinde, Chile, Feuerland, Maluinen, Vexirberg.

F. „intus alba latius lobata" Nyl. Syn. I S. 158. — Chile.

F. *angustiloba* Mnt. Chil. S. 115. „Thallo nonnihil minore et tenuiore". — Chile.

F. *imbricatula* (Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 180 p. p.) Nyl. Syn.

I S. 359. „Thallus minor intus flavissimus, pseudocyphellae rarae“. — Ins. Juan Fernandez.

F. *pubescens* (Pers. Uran. S. 190) Nyl. l. c. „Thallo tenuissime puberulo praesertim in apotheciis, subtus subnudo“.— Maluinen.

64. *Sticta glaucescens* Krmplh. Austral. S. 334. Synon. *S. aurulenta* Krmplh. ibid. S. 335. Sporen 2-gliederig, braun, 20—23 μ lang, 6—7 μ dick. — Australien.

65. *S. Urvillei* Del. Stict. S. 599, Bab. New Zeal. S. 11, Nyl. Syn. I S. 360. Synon. *S. endochrysa* Hook. fil. Antarct. S. 525 p. p., *S. imbricatula* Tayl. in Bot. Journ. 1847 S. 180 p. p. — An Baumstämmen und Sträuchern, Neuseeland, Insel Juan Fernandez, Feuerland, Maluinen.

Var. *orygmaeoides* Nyl. Syn. I S. 360. Synon. *S. orygmaea* Del. Stict. S. 46 p. p. Exs. Lechl. Macl. 1342. „Thallo magis scrobiculato“. — Neuseeland, Südspitze Amerikas.

F. *compacta* (Müll. Kap Hoorn S. 175). „Thallo valide compacto, marginibus valde crispis undulatis et crenulato-multilobulatis, supra laevi, pseudocyphellis rarescentibus“. — Kap Hoorn.

Var. *flavicans* (Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844, S. 648) Nyl. Syn. I S. 360. Hieher als Synonym sehr wahrscheinlich *S. Pickeringii* Tuck. Exp. Wilkes S. 138. Exs. Arn. 1200, Lechl. Macl. 1342b. „Thallo profundius diviso sublaevi, laciniis margine minute dissectis, laciniolis suberectis crenatis“. — An Baumstämmen, Neuholland, Neukaledonien, Neuseeland, Nukahiwa, Sandwichinseln, südlichstes Amerika.

Var. *Collensoi* (Bab. New Zeal. S. 10) Nyl. l. c. „Thallo firmiore scrobiculato marginibus granulose vel lobulose isidiosis“. Apothezien bis 7 mm im Dm. Sporen 2—4-gliederig, 30—40 μ lang, 8—11 μ dick. — An Baumstämmen, Neuholland, Tasmanien, Neuseeland.

F. *pinnatifida* Bab. l. c., Müll. Nov. Zel. S. 35. — Neuseeland.

66. *S. hirta* Stirt. Add. S. 461 ex. Müll. l. c.. — An Baumstämmen, Wellington (Neuseeland).

67. *S. orygmaea* Ach. Meth. S. 278, Mnt., Hook., Bab., Nyl. Syn. I S. 360 non Del. Stict. S. 46. Synon. *S. coronata* Müll. L. B. 99. Exs. Arn. 1214, Lojka L. U. 117. Sporen 4-gliederig, braun, 22—38 μ lang, 7—8 μ dick. — Tasmanien, Neukaledonien, Inseln Auckland und Kampbell, Neuseeland, Chile, Patagonien, Magellanstrasse.

β) Mit parmelioidem Fruchtgehäuse (Subgen. *Parmosticta* Nyl.)

Mir ganz unbekannt geblieben ist *S. rubrina* Strt. Die Sporen von *S. rubella* sind bisher nicht beobachtet worden. Bei dem nachfolgenden Versuche einer Zusammenstellung der hier aufzuführenden Arten reihe ich die beiden Arten nach dem Beispiele anderer Lichenologen ein.

* Arten mit kürzeren spindelförmigen Sporen.
† Sporen viergliederig.
§ Thallus inwendig gelb:
S. poculifera, aurata, aurora, rubella, rubrina, Volkensii.
§§ Thallus inwendig weiss:
S. glaucolurida, obvoluta, physciospora.
†† Sporen zweigliederig:
S. Montagnei, granulata, pubescens.
** Arten mit längeren und nadelförmigen Sporen:
S. podocarpa, flavissima.

68. *Sticta poculifera* Müll. L. B. 405. Sporen 4-gliederig, braun, 18—21 μ lang, 6—7 μ dick. — Lord Howe's Island (Australien).

69. *S. aurata* (Sm.MS.) Ach. Meth. 278. Syn. *S. aurora* Wain. Brés. I S. 184 non Del. Exs. (nach Arnold) Cromb. 39, Del. 5 (armorica), Desm. 1234, Hepp Fl. E. 372, 589, Husn. 438, Larb. Caes. 16, Leight. 261, Le Jolis 57, Lind. 2674, Lojka L. U. 220, Malbr. 222, Mand. Mad. 19, Rbh. 953, Roumg. 343, Schultz 500, 729, Welw. 1, 125, Zw. 1142. Sporen 4-gliederig, braun, 20—25 μ lang, 7—10 μ dick. — An bemoosten Felsen und Baumstämmen, Westeuropa (Frankreich, Grossbritannien, südl. Norwegen), Afrika, Madera, Kanaren, St. Helena, Maskarenen, Japan, tropisches Asien, Neukaledonien, Sandwichinseln, Tahiti, Neuseeland, Insel Miquelon, Vereinigte Staaten Amerikas, Kostarika, tropisches Amerika.

F. *angustata* (Del. Stict. S. 52) Nyl. Syn. I S. 361. „Minor, rubricose lateritia, angustius lobulata". — Madagaskar, Bourbon. Neuseeland, Brasilien.

Var. *pallens* Nyl. Syn. I S. 361 (nach brieflicher Mittheilung des Autors in dessen Nov. Zel. 1888 S. 35 durch ein Uebersehen weggelassen). „Thallus minor laciniato-lobatus luridopallescens, subtus flavo-pallescens, pilis minutissimis sparsis in pagina supera saepe evanescentibus munitus. — An Aestchen, Neuseeland.

Einzelne andere von verschiedener Seite von Delise bis auf Müller aufgegetellte Formen der *S. aurata,* wie var. *armorica* Del. Stict. S. 51, *glaucescens* Del. ib., *S. clathrata* Del. ib. S. 10, *f. laetevirens* Müll. L. B. 38 („thallo sicco virente, madefacto laetevirente" — Brasilien), *f. impressa* Müll. L. B. 178 (Synon. *S. aurora* Wain., *S. clathrata* Krmpl., „thallo non sorediose marginato, supra scrobiculose impresso, libenter fructificante" — in Wäldern Brasiliens), var. *microphylla* Müll. L. B. 404 („laciniis abbreviatis vix 15—20 mm longis latitudinem non superantibus" — Neuholland) scheinen mir von untergeordnetem Werthe zu sein. Zu vergleichen sind auch die Darstellungen Wainio's über seine *Pseudocyphellaria aurata* und *aurora* in Brés. I S. 183 ff. Bei einer so weit über die Erdoberfläche verbreiteten Flechtenart, wie es die *S. aurata* ist, können be-

züglich systematisch kaum greifbarer Abänderungen standörtliche Verhältnisse, welche in unsern Studirzimmern sich der Beobachtung entziehen, von grösstem Einflusse sein, und aus den Bemerkungen über *S. aurora* in Nyl. Syn. I S. 361, verglichen mit den Beschreibungen von *S. aurata* und *aurora* in Wain. Brés., darf angenommen werden, dass sterile und fruchttragende Zustände der Spezies sich etwas heterogen entwickeln und in den letzteren vor allem die in sterilen Exemplaren reichliche Soredienbildung unterbleibt.

70.* *S. aurora* DN. Stict. S. 9 non Wain. Brés. I S. 184. Synon. *S. aurata* var. *albocyphellata* Müll. L. B. 178, *S. albocyphellata* Wain. l. c. nota. Thallus rubricoso-cacaotinus mediocris firmulus opacus, lobis sinuato-incisis subcanaliculatis impresso-punctulatis, marginibus undulatis crenatis adscendentibus, infra marginem versus lateritius centro sordide fuscescente, tomento in centro item fuscescente marginem versus rarescente et pallidiore, pseudocyphellis albis demum flavescentibus parvis subrotundis crebris, gonidiis laete viridibus diam. 4—5 μ. Apothecia marginalia sessilia, vix podicellata, latit. 2,5—3,5 mm, receptaculo piloso-hirsuto, margine inflexo denticulato, extus concoloria, disco nigro-fusco vel nigro. Hymenium altit. ca. 80 μ, paraphysibus subdiscretis et thecis 8-sporis clavatis, epithecio luteo-fusco, hypothecio rubrofusco impositum. Sporae elongato-fusiformes utrinque acutae fuscae, 3-septatae longit. 30—40, crassit. 5—7 μ. Gelatina hymenialis iodo coerulescens. — Deventer (Brasilien). Beschreibung auf Grund eines Exemplares aus dem botanischen Museum von Kopenhagen.

71. *S. rubella* Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 649. Sporen unbekannt. — An Baumstämmen, Neuseeland, Tasmanien.

72. *S. rubrina* Strt. Add. Queensl. S. 4 nach Müll. L. B. 564. — Queensland.

73. *S. Volkensii* Müll. in Engl. Jahrb. XX S. 252. Sporen braunröthlich, 23 μ lang, 7—8 μ dick. — Auf Erythrinastämmen am Kilimandscharo 1430 m.

F. *limbata* Müll. ib. „Laciniarum margines magis crispulae et creberrime granuloso-sorediosae". — Mit dem Typus.

74. *S. glaucolurida* Nyl. in Flora 1867 S. 438. Exs. Arn. 1199. Sporen 2—4-gliederig, braun, 21—27 μ lang, 9—12 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

75. *S. obvoluta* (Sm. MS.) Ach. L. U. S. 452, Nyl. Syn. I S. 362 p. p., id. Scand. S. 95 nota. Exs. Lechl. Magell. 1010. Sporen 4-gliederig, braun, 21—28 μ lang, 7—8 μ dick. Pseudozyphellen gelb, sehr klein. — An Bäumen, Neuseeland, Südspitze Amerikas.

76. *S. physciospora* Nyl. Syn. I S. 364. Synon. *S. impressa* Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 648 p. p., *S. Borneti* Müll. L. B. 406 olim. Sporen 2(—4)-gliederig mit Poruskanal, braun, 22—27 μ lang, 9—10 μ lang. Pseudozyphellen öfter gelblich. — An faulenden Baumstrünken in Neuholland, Neuseeland, Auckland- und Kampbellinsel, Patagonien, Feuerland.

F. *dissecta* Müll. Neocal. S. 3. „Laciniis ad margines dissecto-laciniatis“. — Neukaledonien.

77. *S. Montagnei* Bab. New Zeal. S. 20. Synon. *Ricasolia Montagnei* Nyl. Syn. I S. 373, *Ricasolia asperula* Strt. Add. S. 10 p. p. Exs. Lojka L. U. 114. Thallus K(CaCl)∓ Erythrinfärbung. Gonidien 5—8 μ im Dm. Sporen 2-gliederig mit Poruskanal, braun, 24—31 μ lang, 8—11 μ dick. — Auf Holz und Rinde, Neuseeland.

Die Pseudozyphellen sind klein, gelblich und etwas vom Rande nach innen am leichtesten zu beobachten. Die Reaktion des Thallus ist für die Gattung *Sticta* (s. str.) ungewöhnlich.

78. *S. granulata* Bab. New Zeal. S. 17, Nyl. New Zeal. 1866 S. 247. Exs. Lechl. Magell. 984, 985. Gonidien 9—18 μ im Dm. Sporen wie bei *S. physciospora* mit Poruskanal, braun, 27—30 μ lang, 9—12 μ dick. — Tasmanien, Neuseeland, Magellanstrasse.[1])

79. *S. pubescens* Müll. Knight. S. 7 non Pers. Sporen 2-gliederig, braun, 32 μ lang, 10 μ dick. — Auf Baumrinde, Neuseeland.

80. *S. podocarpa* Müll. L. B. 1621. Sporen nadelförmig, 4-gliederig, 70—90 μ lang, 5 μ dick. — An Baumstämmen bei Sidney.

81. *S. flavissima* Müll. L. B. 564. Sporen nadelförmig, 4—6-gliederig, wasserhell, schliesslich bräunlich, 60—70 μ lang, 3,5—8 μ dick. — Auf Baumrinde, Queensland.

C. Gewebslücken der Unterrinde in Form von echten Zyphellen, Eucyphellatae.

a) Arten ohne Stiel.

α) Arten mit kürzeren, 2—4-gliederigen Sporen von höchstens 45—56 μ Länge und höchstens 10—12 μ Breite, $2^1/_2$—6 mal länger als breit. In dieser Abtheilung haben *S. subsinuosa, caperata* und *subcaperata* die längsten Sporen (Länge bis über 40 μ). Alle anderen haben kürzere Sporen, deren Länge höchstens 40 μ erreicht.

82. *S. Rutenbergii* Krmplh. in Natw. Verein Bremen VII, I S. 54. Gonidien 6—8 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, bleibend wasserhell, 23—40 μ lang, 6—10 μ dick, 3—5,5 mal länger als breit. — An Bäumen, Madagaskar.

Hat grosse Aehnlichkeit mit *S. damaecornis f. elongato-laciniata*, jedoch ist die Dichotomie in Folge einseitigen Zurückbleibens weniger ausgesprochen als bei letzterer Art und deren übrigen Nächstverwandten. Es sind echte Zyphellen vorhanden, doch noch kleiner als bei obgenannter Form, obwohl ihnen sehr ähnlich. *(S. Rutenbergii* hat die kleinsten Zyphellen unter allen *Stictei)*. Ihre Gonidien sind dagegen wiederum grösser als bei der angeführten Form von *S. damaecornis*.

---

1) Nachträgliche Bemerkung. — In die Nähe der *S. granulata* gehört die erst neulich veröffentlichte *S. patagonica* Müll. in Hedw. 1895 S. 140. Steril. — Patagonien.

83. *S. damaecornis* (Sw. Ind. occ. III S. 1900) Ach. Meth. S. 276. Synon. *S. macrophylla* Tayl. Exs. Sieb. 38, Mand. Mad. 25. Gonidien 5—8 μ im Dm. Sporen 3—4-gliederig, wasserhell bis blassbraun, 26—36 μ lang, 8—11 μ dick. — An Bäumen und schattigen Felsen, Kap. g. H., Azoren, Madeira, Madagaskar, St. Mauritius, Bourbon, Komoren, Neuholland, Tahiti, Neuseeland, tropisches und südlicheres Amerika.

F. *latior* Cromb. in Grev. XV (1887) S. 76. Syn. *S. damaec.* v. *macrophylla* (Hook.) Mudd Man. S. 89. Exs. Hepp Fl. E. 869, Cromb. 38. — An schattigen Felsen, Irland.

F. *elongato-laciniata* Tuck. in Wright Cub. exs. 59. — Kuba, Mexiko.

F. *canariensis* (Bory Hb., Del. Stict. S. 114) Ach. Syn. S. 231, Nyl. Syn. I. S. 356. Exs. Husn. 190. „Thallo pallidoflavicante". — Madera, Kanaren, Madagaskar, Java, Polynesien, Westindien, Brasilien.

F. *rufa* (Willd., Del. Stict. S. 74). Exs. Wright Cuba 64. „Thallo utrinque flavo-rubro rutilante subtus obscuriore, cyphellis creberrimis". — Madagaskar, Australien, tropisches Amerika.

F. *subdiluta* Nyl. in Flora 1869 S. 117. „Thallo punctulato, punctulis interdum in pilos minutos abeuntibus, subtus ochraceo-pallidus rhizinis subnigrescentibus. Sporen 2—4-gliederig, 30—36 μ lang, 8—10 μ dick. — Tropisches Amerika.

Var. *sinuosa* (Pers. Uran. S. 199) Nyl. Syn. I S. 356. Exs. Lind. 117, 2732. „Thallo adpresso pallido sinuato-pinnatifido, saepe latius laciniato-lobato". Gonidien 5—8 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, farblos bis blassbraun, 25—36 μ lang, 8—10 μ dick. — Insel Johanna (Komoren), Philippinen, Australien, Kostarika, tropisches Amerika.

F. *subscrobiculata* Nyl. Nov. Gran. Add. S. 537. „Thallo scrobiculato-inaequali". — Neugranada.

F. *flavicans* Müll. L. B. 1628. „Thallo leviter scrobiculato-inaequali, flavicante". — Jamaika.

84.* *S. glomuligera* Nyl. Mex. pl. S. 4. „Similis fere *S. damaecorni* sed cephalodiis caespitoso-fruticulosis. Sporae biloculares latit. 26—30 μ, crassit. 10—11 μ" Nyl. in lit. — Orizaba.

85.* *S. subsinuosa* Nyl. in Flora 1869 S. 118. Sporen 4-gliederig, 46—56 μ lang, 6—10 μ dick. — Brasilien.

86.* *S. diluta* DN. Stict. S. 15, Nyl. in Flora 1869 S. 118. Gonidien 5—7 μ im Dm., Sporen 2—4-gliederig, 30—35 μ lang, 8—9 μ dick. — Brasilien.

87. *S. laciniata* (Sw. Ind. occ. S. 1899) Ach. Meth. S. 279. Exs. Sind. 83, 2740. Gonidien 4—6 μ im Dm. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 28—32 μ lang, 9—10 μ dick. — An Baumrinde, Kostarika, tropisches Amerika.

F. *dilatata* Müll. Neogran. S. 11 non Nyl. „Typo major, apothecia non ciliata". — Neugranada, Ekuador.

Var. *denudata* Nyl. En. Suppl. S. 335 und Syn. I S. 354. „Thallo inferne ochraceopallido subnudo". — Venezuela.
F. *linearis* Müll. Neogran. S. 11. „Laciniis angustioribus subtus pallidis plus minusve denudatis." — Ekuador.
F. *angustata* Müll. Costar. S. 6. „Laciniis angustioribus, subtus medio obscurius tinctis plus minusve denudatis". — Kostarika.
Var. *laeviuscula* Nyl. En. S. 103 und Syn. I S. 354. Exs. Lind. 84, 2544. „Thallo supra laeviusculo vel laevi modo obsolete foveolato". — Kostarika, tropisches Amerika.
F. *subdamaecornis* Müll. L. B. 1627. „Thallo membranaceo leviter scrobiculato, subtus pallido subnudo basi nonnihil costato". — Rio de Janeiro.
F. *trichophora* (Müll. L. B. 239). „Apothecia nonnihil trichophora". — Brasilien.

88.* *Sticta Boliviana* Nyl. in Flora 1874 S. 71. Synon. *S. laciniata* var. *dilatata* Nyl. Boliv. S. 373 non id. Nov. Granat., *S. lacin.* var. *Boliviana* Müll. L. B. 239. Exs. Lind. 116, 2154, 2516. Sporen 2(—4)-gliederig, leicht bräunlich, 30—40 μ lang, 8—10 μ dick. — Ekuador, Bolivien, Brasilien.

89.* *S. patula* Del. Stict. S. 122 non Mnt. - v. d. Bosch. Exs. Spruce Amaz. 92. Sporen 4-gliederig, 30 μ lang, 9 μ dick nach Nylander's brieflicher Mittheilung. — Chimborazo.

90.* *S. granatensis* Nyl. in Flora 1874 S. 71. Synon. *S. lacin.* var. *dilatata* Nyl. Nov. Gran. Ed. II S. 19 nec Nyl. Boliv. nec Müll. Neogr. Exs. Lind. 115. Sporen 2—4-gliederig, leicht bräunlich, 30—40 μ lang, 10—12 μ dick. — Neugranada.

91. *S. Orizabana* Nyl. in Flora 1869 S. 118 nota. „Sporen denen der *S. patula* ähnlich" nach Nyl. brieflicher Mittheilung. — Mexiko.

92. *S. livida* Krmplh. Neuseel. S. 448. Sporen 4-gliederig, 24—26 μ lang, 6—8 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

93. *S. caperata* Bory Hb., Nyl. in Flora 1869 S. 118. Synon. *S. damaec.* var. *caperata* Nyl. Syn. I S. 307 p. p. Sporen 2(—6)-gliederig, wasserhell, 40—60 μ lang, 8—12 μ dick. — Schoa, Bourbon, Madagaskar.
Var. *javanica* Nyl. in Flora l. c. Synon. *S. damaecornis* var. *caperata* Nyl. Syn. I S. 307 p. p., *S. patula* Mnt. - v. d. Bosch Java S. 14 non Del. „Thallo rubro-fuscescente, apotheciis sparsis". — Java, Philippinen, Polynesien.

94.* *S. subcaperata* Nyl. (New Zeal. 1866 S. 247) Nov. Zel. 1888 S. 31. Synon. *S. damaecornis* var. *macrophylla* Bab. New Zeal. S. 15, *S. sinuosa* v. *macrophylla* Müll. Costar. S. 6, id. Nov. Zel. S. 34 nec *S. macrophylla* Bory nec *Stictina macroph.* Nyl. nec *S. damaec.* var. *macroph.* Hepp, Leight., *S. sinuosa* var. *papyracea* Bab. Sporen 4(—6)-gliederig, wasserhell, 26—40 μ lang, 9—11 μ dick. — Neuholland, Neuseeland, Kostarika, Brasilien.
Wir stehen hier vor der Frage, ob — nachdem es sich herausgestellt, dass die ursprüngliche *S. macrophylla* Bory, Del. zur Gattung *Stictina* gerechnet werden muss — der Rest des Be-

standes der *S. damaecornis* var. *macrophylla,* welcher namentlich die neuseeländische (Babington'sche) Flechte betrifft, im heutigen Genus *Sticta* unter diesem Namen als Varietät belassen werden darf. Gegenüber den Thatsachen, dass die Babington'sche Umgrenzung sich nicht vollständig mit dem Umfang der *S. subcaperata* Nyl. deckt, sondern auch Babington's *S. sinuosa* var. *papyracea* noch zu letzterer zu rechnen ist, ferner dass der Name „*macrophylla*" hier sehr leicht zu Verwirrungen führen kann, nachdem er von Hook., Schaer., Hepp und noch von neueren englischen Autoren unter sich ganz verschiedenen Dingen beigelegt worden ist, erscheint es gewiss rathsam, denselben ausschliesslich der oben namhaft gemachten *Stictina* zu belassen und an der Nylander'schen Benennung der vorliegenden *Sticta*-Art nicht weiter zu mäkeln, um so mehr, als die gangbaren Prioritätsgesetze durchaus nicht zu Gunsten des gegentheiligen Verfahrens sprechen. Ohne zwingende Noth sollte an dem seit bald 40 Jahren eingebürgerten unzweideutigen Namen nicht gerüttelt werden.

95. *Sticta internectens* Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 33. Synon. *S. dichotoma* Krmplh. Neuseel. S. 448. Gonidien 7—11 μ im Dm. Sporen 4-gliederig, leicht bräunlich, 27—35 μ lang, 6—9 μ dick. — Neuseeland.

96. *S. dichotoma* Del. Stict. S. 107, Nyl. En. S. 102 non Krmplh. Gonidien 6—8 μ im Dm. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 30—38 μ lang, 8 μ dick. — Bourbon, St. Mauritius, Neukaledonien, Brasilien.

F. *scrobiculata* Müll. L. B. 1629. „Laciniae supra tota longitudine sat crebre scrobiculato-inaequales." — Madagaskar.

97. *S. plumbea* Del. Stict. S. 119, Nyl. in Flora 1869 S. 118. Gonidien 6—11 μ im Dm., grösser als bei *S. dichotoma.* Sporen 4-gliederig, wasserhell, 32—36 μ lang, 8—10 μ dick. — Maskarenen, Madagaskar.

98. *S. variabilis* (Bory Voy. III S. 101) Ach. L. U. S. 455. Synon. S. *chloroleuca* Hook. fil.-Tayl., *S. propaginea* Tayl. p. p. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 23—30 μ lang, 8—9 μ dick. — Auf Baumrinde, Usambara (Ostafrika), Natal, Madagaskar, Johanna, Bourbon, St. Mauritius, Java, Neuholland, Tahiti, Fidschiinseln, Neuseeland.

F. *Lyalliana* (Bab.) Müll. Knight. S. 7. „Thalli margine non dissecto-laciniato". — Neuseeland.

Var. *Boryana* (Del. Stict. S. 102) Nyl. Exot. S. 254, id. Syn. I S. 357. „Laciniis thalli canaliculatis". — Bourbon, Madagaskar.

Var. *glaberrima* (Laur. in Linn. 1827 S. 42) Nyl. Syn. I S. 258 non *S. glaberrima* DN. Synon. *S. variab.* var. *linearifolia* Nyl. Exot. S. 254. „Thallo linearifolio infra nudo." — St. Mauritius.

99. *S. hypopsiloides* Nyl. Exp. Nov. Cal. S. 42, id. Syn. Nov. Caled. S. 15. Synon. *S. damaec.* var. *dichotoma* id. Prodr. Nov. Cal.

S. 282. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 24—38 μ lang, 8—9 μ dick. — Auf Baumrinde in den Gebirgen Neukaledoniens.

Var. *recedens* Müll. Nov. Cal. S 2. „Thallus basi breviter stipitiformi-contracto et incrassato." — Neukaledonien.

β) Arten mit 2—8-gliederigen Sporen von 36—80 μ Länge und 5—8 μ Breite, 7—15 mal länger als breit.

Sie gehören sämmtlich der östlichen Hemisphäre an und sind mit Ausnahme von *S. insinuans* extratropisch.

100. *S. insinuans* Nyl. Jap. S. 30. Thallus K(CaCl)∓, Gonidien 6—8 μ im Dm. Sporen 2-gliederig, braun, 50—66 μ lang, 6—7 μ dick. — Auf Rinde, Japan, Philippinen.

101. *S. Wrightii* Tuck. Suppl. II S. 204, *Ricasolia Wrightii* Nyl. Syn. I S. 366. Exs. Norrl. 35. Thallus K± gelb, Sporen 2-gliederig, 56—68 μ lang, 7,5—8 μ dick. — An Baumstämmen und Felsen, bei Perttiniemi in Karelien an beschatteten trocknen Dioritfelsen (Simming und Kullhem), bei Berchtesgaden (Rauchenberger), Sibirien?, Japan.

102. *S. cinereoglauca* Tayl. in Hook. Antarct. S. 95, Bab. New Zeal. S. 19, Nyl. Syn. I S. 358. Synon. *S. lividofusca* Krmplh. Neuseel. S. 448. Sporen 8-gliederig, wasserhell, 36—60 μ lang, 7 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

Var. *angustifolia* Bab. in Hook. Nov. Zel., Mül[1]. Nov. Zel. S. 34. — Neuseeland.

103. *S. Myioshiana* Müll. L. B. 1596. Sporen 2—4-gliedrig, 75—85 μ lang, 5 μ dick. — Auf Rinde, Japan.

104. *S. platyphylla* Nyl. in Hb. Hook., id. Syn. I S. 357. Sporen 4-gliederig, 50—55 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumstämmen, Schoa, Ostindien, China.

105. *S. platyphylloides* Nyl. in Hue Yunnan S. 22, id. Nov. Zel. 1888 S. 32 nota. Sporen zwei- bis mehrgliederig, 45—57 μ lang, 6 μ dick. — An Eichenstämmen, China.

106. *S. Henryana* Müll. L. B. 1630. Sporen 4—6-gliederig, 60—80 μ lang, 5—7 μ dick. — An alten Baumstämmen, China.

Nach Müller l. c. gehen die Zyphellen unter Vergrösserung ihres Durchmessers bis 3 μ nach und nach in Pseudozyphellen über.

b) Arten mit Stiel.

Bei *S. Shirleyana* und *Seemanni* sind die Sporen unbekannt.

107. *S. lineariloba* (Mnt. Chil. S. 122 non Java) Nyl. Syn. I S. 355. Sporen wie bei *S. damaecornis*. — Chile, Patagonien, Feuerland.

Var. *hypopsila* (Mnt. l. c.) Nyl. l. c. Gonidien 11—20 μ im Dm. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 24—30 μ lang, 7—8 μ dick. — Venezuela, Chile.

108. *S. Sayeri* Müll. L. B. 1244. Sporen wasserhell bis bräunlich, 40 μ lang, 10 μ dick. — Oestliches Neuholland.

109. *S. Shirleyana* Müll. Exot. II S. 122. Steril. — Queensland.

110. *S. carpolomoides* Nyl. Syn. I S. 354. Sporen 4-gliederig, farblos, 27—33 μ lang, 8—10 μ dick. — Java, Manila, Neuholland, Neukaledonien.

111. *Sticta dichotomoides* Nyl. Syn. I S. 355. Synon. *S. Camarae* Müll. L. B. 563 olim., *S. damaec.* var. *linearis* Nyl. Exot. S. 238. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 20—28 μ lang, 7 μ dick. — An Baumstämmen, Neuholland, Neukaledonien, Tahiti.

112. *S. ferax* Müll. in Dur.-Pit. Prim. Flor. Costar. Lich. II S. 5. Sporen 4-gliederig, farblos, 40 μ lang, 10 μ dick. — Kostarika.

113. *S. Seemanni* Bab. in Seem. Harald S. 248 (vgl. Müll. l. c.). Steril. — Isthmus von Panama.

114. *S. Filix* (Hffm. Pl. lich. III S. 1 t. 55 F. 1, 2) Bab. New Zeal. S. 12, Nyl. New Zeal. 1866 S. 246. Gonidien 6—11 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 30—38 μ lang, 9—11 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

Var. *myrioloba* Müll. L. B. 1008. „Gracilior, ad margines lobulis parvis corallino-linearibus ornata". — Neuholland.

Var. *laevigata* (Krmplh. Nov. S. 118, Müll. Nov. Zel. S. 34). „Forma minus divisa (*S. Filicis*), apotheciis extus in statu juvenili glabris, sporis 1-septatis longit. 24—48, crassit. 9—10 μ, gonidiis diam. 5—8 μ" Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 33. — Neuseeland.

115.* *S. lacera* Hook. fil.-Tayl. in Journ. Bot. 1844 S. 646, Müll. L. B. 1278. Synon. *S. Filix* var. *parvula* Nyl. New Zeal. 1861 S. 247, *S. parvula* Nyl. Nov. Zel. S. 33. Sporen 2-gliederig, 33—48 μ lang, 8—10 μ dick. — Neuseeland.

116. *S. pedunculata* Krmplh. Süds. S. 97. Sporen 2-gliederig, 39—44 μ lang, 6—8 μ dick. — In Gebirgswaldungen, Sawai Samoa.

Vielleicht mit einer aus obigen Formen zu verbinden.

117. *S. latifrons* Rich. Astrol. S. 27, Bab. New Zeal. S. 13, Nyl. New Zeal. 1861 S. 246, id. Nov. Zel. 1888 S. 33. Synon. *S. latifr.* var. *ochroleuca* Bab. l. c., *S. Menziesii* var. *ochroleuca* Krmplh. Nov. S. 119. Gonidien 9—23 μ im Dm. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 25—35 μ lang, 8—10 μ dick. — An Baumstämmen, Neuseeland.

Var. *Menziesii* Hook. Antarct. S. 198, Bab. New Zeal. S. 12, Nyl. New Zeal. 1861 S. 246, id. Nov. Zel. 1888 S. 34. Syn. *S. Menz.* var. *palmata* Krmplh. l. c. „Thallo lurido vel luridofuscescente". Sporen viergliederig, 27—35 μ lang, 9—11 μ dick. — Neuseeland.

F. *dissecta* Krmplh. l. c. „Thalli lobis angustioribus." — Neuseeland.

III. STICTINA.

A. Gewebslücken der unterseitigen Rinde in Form von unregelmässigen Flecken, Lacunomacalatae. (Hieher *Lobarina* Nyl).

118. *S. retigera* (Bory Voy. III S. 101) Müll. L. B. 74 (in Flora 1875 S. 448). Exs. Zoll. 3627. Sporen 2-gliederig, farblos, 28—36 μ lang, 8,5—10 μ dick. — An bemoosten Baumstämmen, Schoa, Kap g. H., Insel San Thome (Guineabucht), Madagaskar,

Maskarenen, Komoren, Sibirien, Ostindien, Zeylon, Japan, Philippinen, Tonkin, China, Java, Neuseeland. (Nur in der östlichen Hemisphäre.)

F. *isidiosa* Müll. L. B. 393. „Thallo in rugarum jugis et passim in marginibus isidioso vel isidioso-squamuligero". — Ostafrika, Komoren, Maskarenen, Nepal, China, Zeylon, Japan, Java, Neuholland.[1])

Müller sagt a. a. O.: „Hucusque haec species, ex autoribus, vix absolute a *Sticta pulmonacea* distinguenda erat". Diesem Ausspruch gegenüber verdient hervorgehoben zu werden, dass Professor Schwendener schon im Jahre 1863 die blauen Gonidien dieser Spezies gesehen und den betreffenden Thatbestand nicht nur veröffentlicht, sondern vorliegende Art ausdrücklich unter *Stictina*, die *Sticta pulmonaria* dagegen in die Unterabtheilung mit gelbgrünen Gonidien in seinen „Untersuchungen über den Flechtenthallus" untergebracht hat. Ausser der Beschaffenheit der Gonidien hat aber Schwendener ebendaselbst noch auf einen weiteren Umstand aufmerksam gemacht, welcher die Diagnose zwischen beiden Flechtenarten wesentlich erleichtert, nämlich auf die verschiedene Beschaffenheit ihrer Aussenrinde (siehe oben S. 90).

119. *Stictina Hallii* (Tuck. Obs. IV S. 168). Sporen 2-gliederig, braun, 23—36 μ lang, 9—14 μ dick. — An Baumstämmen, Oregon.

120. *S. scrobiculata* (Scop. Carn. 384) Nyl. Expl. Nov. Cal. S. 41 nota. Synon. *Lichen verrucosus* Huds. Angl. II S. 545. Exs. Anzi Etr. 47, Arn. Jura 1466, id. Monac. 10, Cromb. 36, Del. 10, Desm. 642, 1242, Ehrh. 69, Fellm. 74, Flag. 7, Fr. 78, Hepp Fl. E. 592, Jatta 106, Krb. 194, Larb. Caes. 14, id. Lich. Hb. 325, Leight. 201, Le Jolis 54, Lojka L. U. 66, Ludw. 175, Malbr. 166, M.N. 444, Mudd 65, Norrl. 36, Nyl. Mt.-D. 24, Oliv. 120, Rbh. 837, Roumg. 115, 341, Schaer. 490, Schultz 1391, Stnh. 9, Tuck. 67, Welw. 6, West. 812. Sporen 4—8-gliederig, farblos, 50—80 μ lang, 6—7 μ dick. — An Baumstämmen und bemoosten Felsen, Europa, Asien (Kamtschatka, Ochotskisches Meer, Kaukasus), Australien ?, Amerika (Oregon, Alaska, an letzterem Orte mit Früchten).

B. Gewebslücken der unterseitigen Rinde in Form von Pseudozyphellen, Pseudocyphellatae. Sporen meistens braun.

α) mit weissen Pseudozyphellen, Leucopseudocyphellatae.

Unbekannt sind die Sporen bei *S. intricata* typica (bei ihrer var. *gymnoloma* sind sie 2—4-gliederig, braun, 30—33 μ lang und 9—11 μ dick), *Berteroana, coriifolia, Beccarii* und *dissimilis*. Zweigliederige besitzen *S. Dozyana, subpunctulata* und *Hookeri*. Bei den übrigen sind die Sporen 2—4-gliederig. Nur bei *S. diplomorpha* erreichen sie eine Länge von 40 μ und darüber.

121. *S. argyracea* (Bory Voy. teste Del. Stict. S. 91) Nyl. Syn. I S. 334. Sporen 2—4-gliederig, braun, 22—33 μ lang, 8—12 μ

1) Nachträgliche Bemerkuug. — Hieher noch F. *erythrocardia* Müll. in Bull. Boiss. III, S. 194. — Gebirge von Sikkim.

dick. — An Baumstämmen und Felsen, Usambara, San Thomé, Madagaskar, Maskarenen, Komoren, Kochinchina, Zeylon, Java, Tahiti, Neuseeland ?, Chile, Brasilien.

F. *rigidula* (Bory Hb., Del. Stict. S. 97) Nyl. Nat. S. 5. „Minor fere verticaliter ascendens". — An Baumstämmen, Natal, Bourbon.

F. *flavescens* (Del. l. c. 117) Nyl. Exot. S. 254. „Sorediis destituta. — An Bäumen, Kap g. H. (zwischen Deavels Peak und Tafelberg: Wilms), Usambara, Bourbon.

F. *sorediifera* (Del. l. c. S. 92) Nyl. Syn. I S. 334. Synon. *S. argyr.* var. *isidiosa* Müll. Bellend. S. 48. „Laciniis latioribus pulvinulos isidiosos ferentibus." — An Baumstämmen, Usambara, Madagaskar, St. Mauritius, Neuholland.

F. *isidiata* Nyl. in Cromb. Rodrig. S. 435. „Thallo partim caesio-isidiato (in eodem lobo sorediis albis". — Steril an Baumstämmen, Insel Rodriguez.

Var. *crenata* Nyl. Nov. Cal. S. 13. „Laciniis thalli quam in typo brevioribus crenatis et crenato-lobatis". — An Baumstämmen in den Wäldern Neukaledoniens.

F. *isidiophora* Nyl. Exp. Nov. Cal. S. 13. — Mit der vorigen in Neukaledonien.

Var. *aspera* (Laur. in Linn. 1827 S. 41) Müll. Féean. S. 14. Exs. Sieb. 40 p. p. „Laciniis thalli quam in typo angustioribus, margine apotheciorum aspero, crenulato". Sporen 2-gliederig, 22 μ lang, 11 μ dick. — Usambara, St. Mauritius, Nukahiva, tropisches Amerika.

122. *Stictina membranacea* Müll. in Engl. Jahrb. XV S. 514. Steril. — An moosigen Stämmen, Kilimandscharo, Baziya (südöstliches Afrika).

123. *S. intricata* (Del. Stict. S. 96) Nyl. Syn. I S. 334. Entwickelte Apothezien fehlen. — An Baumstämmen, Kap g. H., Natal, Madeira, Teneriffa, Maskarenen, Zeylon, Java, Südamerika.

F. *Thouarsii* (Del. l. c. S. 90) Nyl. l. c. Synon. *S. subflavida* Bab. New Zeal. S. 19. Exs. Cromb. 33. „Thallus sparse (et passim margine) albosorediatus". — An Baumstämmen und Felsen, England, Wales, Schottland, Irland, Teneriffa, Tristan d'Akunha, Neuseeland, Neukaledonien, Sandwichinseln, Vancouvers Insel, Patagonien.

F. *subargyracea* Nyl. in Flora 1886 S. 172. „Thallo magis lacinioso quam in typo". — An Baumstämmen, Irland, Teneriffa, San Thomé, Neuseeland.

Var. *gymnoloma* Nyl. Syn. I S. 335. Synon. *S. Godeffroyi* Krmplh. Süds. S. 99 (monente Nyl. in lit.). „Margine non sorediato". Sporen 2—4-gliederig, braun, 30—33 μ lang, 9—12 μ dick. — An Baumstämmen, Teneriffa, Fidschi-Inseln.

Var. *obscurior* Nyl. l. c. „Thallo fuscescente". — Tristan d'Akunha.

Var. *Hesseana* Mey. in Sprng. Syst. 4 S. 330. Thallus rigescens lobato-laciniatus, laciniis brevioribus, sorediis crebris pulviniformibus, loborum marginibus crenulatis crispis copiose albosorediatis, subtus pallidefuscus mediocriter tomentosus vel versus centrum obscurior et nudus, sterilis. — Kap g. H.

124. *Stictina Berteroana* (Mnt. Syll. S. 327) Nyl. in lit. ad Stzb. Thallus minor pallide cerino-olivaceus, membranaceus nitidus adpressus reticulato-lacunosus sorediis sparsis minutis, ambitu rotundato-lobatus laciniis latiusculis margine crenatis, intus albus, strato gonimico glauco-coerulescente, subtus breviter tomentosus nigricans, pseudocyphellis minutis albis sat raris. Apothecia centralia minora diam. circa 1 mm, margine crasso inflexo subcrenato, scabro pallido-rutilante, disco fusco nigricante. Hymenium superne vix coloratum, paraphysibus discretis, thecis clavatis 8-sporis. Sporae evolutae non visae (teste Mnt. l. c. triseptatae, flavofulvae). — Ins. Juan Fernandez. Diese Flechte, in Hue-Nyl. Exot. unter N. 879 als *Ricasolia* aufgenommen, wurde mir von Nylander brieflich als *Stictina* bezeichnet. Die Untersuchung des Originalexemplares im Hb. Mnt., welche mir durch freundliches und dankenswerthes Entgegenkommen des Herrn Professor van Tieghem in Paris ermöglicht wurde, bestätigt zwar die Nylander'sche Mittheilung, lieferte aber in sonstiger Hinsicht ein sehr dürftiges Ergebniss. Die auf Papier festgeklebte Pflanze liess nur eine sehr prekäre Besichtigung der Unterfläche zu, welche übrigens jeden Zusammenhang mit der Abtheilung der Lacunomaculatae ausschloss; ich glaube vielmehr einzelne Pseudozyphellen sicher bemerkt zu haben. Ein zur Verfügung gestelltes Apothezienbruchstück liess in dem sonst gut entwickelten Hymenium nur sehr unentwickelte Sporen erkennen.

125. *S. coriifolia* Müll. Gaz. I S. 55. Steril. — An Felsen, Magellanstrasse.

Var. *hypomelaena* Müll. Hoorn S. 155. „Thallus subtus nigro-fuscescens". — Auf Rinden, Magellanstrasse.

126. *S. Dozyana* (Mnt. - v. d. Bosch Java S. 10) Nyl. Syn. I S. 355. Synon. *S. granulata* Mnt. - v. d. Bosch Java S. 11. Sporen 2-gliederig, braun, 20—24 μ lang, 6—7 μ dick. — An bemoosten Stämmen, Java, Neuseeland.

127. *S. Beccarii* Krmplh. Becc. S. 11. Steril. — An Baumästen, Borneo.

128. *S. diplomorpha* Müll. L. B. 395. Sporen 4-gliederig, braun, 45 μ lang, 8 μ dick. — Zeylon.

129. *S. subpunctulata* (Nyl. ap. Leight. Zeyl. S. 164). Synon. *S. Junghuhnii* Müll. L. B. 374. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 25 μ lang, 8 μ dick. — Zeylon, Java.

Var. *laevis* (Müll. l. c.). „Minor undique laevis vel raro impresso-punctulata". — Zeylon, Java.

130. *S. fragillima* (Bab. New Zeal. S. 15) Nyl. Syn. I S. 335. Synon. *S. cinnamomea* Rich. Nov. Zel. S. 28 p. p., *S. fragillima* var. *dissecta* Müll. L. B. 562. Exs. Zoll. 1799 a. Sporen 2—4-gliederig, blassbraun, 22—33 μ lang, 8—10 μ dick. — Java, Neuholland, Neuseeland, Norfolk-Insel, Peru.

Var. *sublutescens* Nyl. in Hue Exot. 771. Synon. *S. fragill.* F. *lutescens* Krmplh. Nov. S. 119 non Tayl., *S. fragillima*

Müll. „Thallus lutescens laciniis lineari-divisis longitudinaliter canaliculatis“. — Neuseeland.

F. *punctillaris* (Müll. Bellend. S. 48). „Thallo impresso-punctulato“. — Neuholland.

Var. *glaberrima* Bab., Müll. L. B. 562 non Laur. „Laciniis omnino glabris, sterilis“. — Neuseeland.

F. *linearis* Müll. L. B. 1243. „Laciniis valde angustatis laevibus“. — Queensland.

F. *myrioloba* Müll. Knight. S. 6. „Laciniis brevibus valde dissectis glaberrimis“. — Neuseeland.

131.* *Stictina dissimilis* Nyl. (Syn. I S. 336 [1860]) New Zeal. 1861 S. 246. Synon. *S. cinnamomea* Rich. Astrol. S. 28 p. p., Müll. L. B. 561 sub *Stictina*. Steril. — Ins. Rodriguez, Neuholland, Tasmanien, Neuseeland.

Ob der Name *S. cinnamomea* (1832) hieher oder zu *S. fragillima* Bab. (1835) gehört, ist nicht sicher; in beiden Fällen aber hätte er gegenüber den andern die Priorität.

132. *S. Hookeri* (Bab. New Zeal. S. 18) Nyl. Syn. I S. 336. Sporen 13 2-gliederig (zuweilen mit Poruskanal), braun, 23—30 μ lang, 8 – 9 μ dick. — Auf Baumrinde, Neuseeland.

3. *S. insculpta*. Synon. *S. impressula* Müll. L. B. 1242 (1888) non. Nyl. in Flora 1874 S. 71. Sporen 2—4-gliederig, braun, 32 μ lang, 10 μ dick. — Queensland.

F. *sublaevis* (Müll. Bellend. S. 48). „Thallus parce impresso-punctatus passim laevis, ad margines passim lacinuligerus“. — Queensland.

134. *S. faveolata* (Del. Stict. S. 101) Nyl. Syn. I S. 337. Sporen 2—4-gliederig, bräunlich, 23—33 μ lang, 8—11 μ dick. — An Baumstämmen und zwischen Moosen, Schoa?, Philippinen, Australien, Südamerika bis zur Magellanstrasse.

Var. *cervicornis* (Fw. MS.) Nyl. l. c. Exs. Lechl. Chil. 598 b. „Thallo (anguste) lineari-laciniato laevi“. — Philippinen, Java, Chile.

135.* *S. subfaveolata* Nyl. in Hb. Stzb. „Similis *S. faveolatae* sed thallo medulla K flavente. Apothecia nigricantia, margine thallino denticulato. Sporae fuscae longit. 26—36, crassit. 7—10 μ“ Nyl. in lit. — Valdivia (misit Dr. med. H. Hahn.)

136. *S. anthraspis* (Ach. meth. S. 280.) Nyl. Syn. I S. 337. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 23—31 μ lang, 7—11 μ dick. — Zwischen Moosen an Felsen und Baumstämmen, Küste von Kalifornien und Oregon.

b) mit gelben Pseudozyphellen, Xanthopseudocyphellatae.

α) mit lekanorinischem Fruchtgehäuse.

Sie sind untenstehend nach folgendem Schema geordnet:

* Arten mit längeren und nadelförmigen Sporen. Hieher *S. compar* und *endochrysoides*, wozu der äusseren Aehnlichkeit wegen noch *coerulescens* kommt, deren Sporen bisher nicht beobachtet worden sind.

** Arten mit kürzeren spindelförmigen Sporen.

† Sporen 2-gliederig: *S. crocata, gilva, carpoloma* und *latifolia.*

†† Sporen 4-gliederig: *S. mallota, neglecta* und *Mougeotiana.*

137. *Stictina coerulescens* (Mnt. Chil. S. 112) Nyl. Syn. I S. 338. Steril. — Auf Baumrinde, Chile.

138. *S. compar* Nyl. in Flora 1866 S. 135 nota. Sporen nadelförmig, mehrgliederig, farblos, 60—90 μ lang, 4—5 μ dick. — An Bäumen, Chile.

139. *S. endochrysoides* Müll. L. B. 1594. Sporen nadelförmig, 4-gliederig, wasserhell, 60 μ lang, 4 μ dick. — Auf Aestchen, Insel Chiloë.

140. *S. crocata* (L. Mant. 310) Nyl. Syn. I. S. 338. Exs. Arn. Jura 1216, Cromb. 34, Lind. 2525, Dicks. 24, Lojka L. U. 160, Tuck. 65. Thallus K±. Sporen 2-gliederig, braun, 20—30 μ lang, 9—10 μ dick. — Auf Moosen und Baumrinde, England, Irland, Spanien, Südafrika, Madeira, Kanaren, St. Helena, Maskarenen, Java, Neuholland, Neuseeland, Sandwichinseln, Tahiti, Amerika von der Vancouverinsel bis zur Magellanstrasse.

F. *esorediosa* Müll. L. B. 703. Syn. *S. gilva* p. p., *S. erythroscypha* Tayl. p. p. — Neuholland, Neuseeland, Sandwichinseln.

F. *leucosticta* (Pers. Uran. S. 200) Nyl. in Hue Exot. 778. „Cyphellis albicantibus". — An Baumstämmen, Sandwichinseln.

F. *lurido-fuscescens* (Krmplh. Exot. S. 316). „Thallo obscuriore, luridofuscescente, superne minute scrobiculoso". — St. Mauritius.

141. *S. gilva* (Thunb. Prodr. cap. S. 173, Ach. Prodr. S. 157) Nyl. Syn. I S. 339. Synon. *S. Eckloni* Spr. Syst. IV, 2 S. 330, *S. Zeyheri* DN. Stict. S. 12, *S. Molkenboori* Mnt. Hb., *S. erythroscypha* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 181 teste Nyl. Sporen 2-gliederig, braun, 23—30 μ lang, 9—11 μ dick. — An Bäumen, südliches und südöstliches Afrika, Java, Neuholland, Chile, Maluinen.

142. *S. carpoloma* (Del. Stict. S. 159) Nyl. Syn. I S. 339. Synon. *S. gyrosa* Fw. Exs. Sieb. 10, 40 p. p., 45, Lechl. Macl. 66. Sporen 2-gliederig, braun, 23—27 μ lang, 9—10 μ dick. — An Baumrinde und Felsen, Maskarenen, Java, Neuholland, Tasmanien, Neuseeland, Tahiti, Chile und südliches Amerika.

F. *Desfontainii* (Del. Stict. S. 60) Nyl. l. c. S. 341. „Thallo infra (saltem centro) infuscato". — Bourbon.

Var. *sclerophylla* Nyl. En. Suppl. S. 334. Exs. Lechl. Magell. 948. — Magellanstrasse.

Var. *albocyphellata* Nyl. l. c. S. 340. „Thallo hepatico nitidiusculo, pseudocyphellis albis". — Natal, Bourbon.

143. *S. latifolia* (Krmplh. Exot. S. 316). Synon. *S. Lechleri* Müll. L. B. 703. Exs. Lechl. Magell. 1280. Thallus inwendig nicht gelb. Sporen 2-gliederig, braun, 20—25 μ lang, 6—7 μ dick. — An Bäumen, Magellanstrasse.

Wurde zuerst von Nylander (Syn. I S. 340) von *S. carpoloma* als Form unterschieden und zwar „thallo obscuriore nonnihil saltem ambitu hepatico-fuscescente latiore".

144. *Stictina mallota* Tuck. North Am. S. 101. „Thallo utrinque plus minusve hirsuto, apotheciis marginalibus obliquis, sporis 4-locularibus longit. 25—32, crassit. 8—11 μ. — Magellanstrasse.

145. *S. neglecta* Müll. L. B. 1071. Sporen 2—4-gliederig, braun, 26—28 μ lang, 3—10 μ dick. — Neusüdwales.

146. *S. Mougeotiana* (Del. Stict. S. 62) Nyl. Syn. I S. 340. Sporen 4-gliederig, braun, 23—33 μ lang, 8—10 μ dick. — Auf Rinde, St. Helena, Maskarenen, Madagaskar, Sokotra, Japan, Java, Neuholland, Sandwichinseln, Tahiti, Neuseeland, wärmeres Amerika.

F. *dissecta* Müll. Knight. S. 6. „Loborum marginibus laciniatulo-esorediosis". — Neuseeland.

Var. *xantholoma* (Del. Stict. S. 63) Nyl. l. c. 341. „Laciniarum marginibus citrino-sorediatis vel flavo-pulverulentis". — Usambara, Maskarenen, Komoren, Kochinchina, Neukaledonien, Sandwichinseln, Kayenne.

Var. *aurigera* (Del. l. c. S. 54) Nyl. l. c. „Thallo sorediis citrinis sparsis et simul margine citrino-sorediato". — Südostafrika, südafrikanische Inseln, Japan, Java, Neukaledonien, Neuseeland.

Var. *albocyphellata* Nyl. l. c. „Thallo hepatico, marginibus albosorediatis, pseudocyphyllis albis rarius citrinis. — Bourbon.

β) Mit parmelioidem Fruchtgehäuse. *(Parmostictina* Nyl.)

Die Sporen sind bei *Stictina Otwayensis* und *astictina* unbekannt.

147. *S. Otwayensis* Jatta Nov. Giorn. bot. It. XXII S. 49. Steril. — Port Otway (Magellanstr.).

148. *S. Brasiliensis* Müll. L. B. 175. Thallus innen gelb, Sporen braun, 24—28 μ lang, 4—5 μ dick. — Südbrasilien.

F. *aurigera* Müll. l. c. — Südbrasilien.

149. *S. hirsuta* (Mnt. Prodr. J. Fern. Nr. 74 p. p.) Nyl. Scand. S. 95. Synon. *S. obvoluta* Nyl. Syn. I S. 362 p. p. Exs. Lechl. Chil. 357. Sporen farblos, 23—26 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumrinde, Brasilien, Chile, Patagonien.

Var. *denudata* Nyl. (Add. Chil. S. 179) in Hue Exot. 782. — Brasilien, Chile.

150.* *S. Guilleminii* (Mnt. Chil. S. 171) Nyl. Fueg. S. 26 nota. Exs. Lechl. Chil. 852. Sporen 35 μ lang, 7—8 μ dick. — Brasilien, Chile, Magellanstrasse, Insel Juan Fernandez.

151. *S. astictina* Nyl. Nov. Zel. 1888 S. 30. Sporen unbekannt. — Neuseeland.

C. Gewebslücken der Unterseite in Form von echten Zyphellen, Eucyphellatae. Sporen meistens wasserhell.

a) Arten ohne Stiel.

Die Sporen sind 2-zellig bei *S. Andreana, pericarpa* und *sylvatica,* 6-zellig bei *S. magellanica;* bei allen übrigen 2—4-zellig, ausgenommen *S. limbata,* welche bis jetzt nur steril getroffen wurde, deren Sporen demnach unbekannt sind.

152. *Stictina cometia* (Ach. Meth. S. 276) Nyl. Syn. I S. 341. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 32—40 μ lang, 8—10 μ dick. — An Baumstämmen, Peru.

Var. *minor* (Laur. Hb.). — St. Mauritius (zweifelhaft).

153. *S. Humboldtii* (Hook. in Kunth Aequ. S. 28) Nyl. Syn. I S. 341. Synon. *S. tomentella* Nyl. Nov. Gran. S. 18. Exs. Lind. 707. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 32—42 μ lang, 8—9 μ dick. — An Baumstämmen, Mexiko, auf Moosen und zerfallenden Pflanzenresten, Neugranada.

154. *S. tomentella* Nyl. (En. S. 102) Syn. I S. 342 non id. Nov. Gran. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 27—35 μ lang, 8 μ dick.— An Baumstämmen, Peru.

155. *S. gyalocarpa* Nyl. (En. Suppl. S. 335) Syn. I S. 342. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 30—36 μ lang. 8—11 μ dick. — Neugranada, Peru.

Var. *hirta* Nyl. (En. l. c.) Syn. I l. c. Synon. *S. cyathicarpa* Nyl. En. S. 102 non Del. — Mexiko.

156. *S. Kunthii* (Hook. in Kunth Aequ. S. 29) Nyl. Syn. I S. 342. Synon. *S. gyalocarpa* Leight. Amaz. S. 440, *S. cyathicarpa* Del. Stict. S. 71. Exs. Spruce Amaz. 60, Lind. 80. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 35—45 μ lang, 8—12 μ dick. — An Baumstämmen, Gebirge des tropischen Amerika.

Var. *pilosella* Nyl. Nov. Gran. S. 18. Sporen 4-gliederig, 33—46 μ lang, 9—11 μ dick. — Neugranada.

157. *S. Lenormandii* (v. d. Bosch in Hb. Len.) Nyl. Syn. I S. 343. Exs. Lechl. Per. 2782, Lind. 81, 2522. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 30—34 μ lang, 8—9 μ dick. — An Baumrinden, Neugranada, Peru.

Var. *laevis* Nyl. Nov. Gran. S. 18. Exs. Lind. 125, 2589. „Minor ad *Stictinam tomentosam* vergens". — An Sträuchern, Neugranada.

F. *brevior* Nyl. l. c. Exs. Lind. 2548. „Thallo breviore". — Neugranada.

158. *S. tomentosa* (Sw. Ind. occ. S. 1903, Ach. Prodr. S. 157) Nyl. Syn. I S. 343. Syn. *S. bicolor* Tayl. Exs. Lechl. Per. 2233 a, Lind. 82, 121. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 32—40 μ lang, 6—7 μ dick. — An Baumstämmen, Old Calabar, Usambara, Natal, St. Helena, Madagaskar, Bourbon, Sandwichinseln, Neuseeland, Kostarika, Mexiko, Neugranada, Peru, Bolivien, Brasilien.

F. *leucoblepharis* (Tuck.-Mnt. Ann. Sc. nat. bot. IV, 7 S. 143) Nyl. Consp. S. 4. Exs. Lind. 2521. „Tenerior". — Neugranada, Venezuela.

Var. *dilatata* Nyl. (En. Suppl. S. 355) Syn. I S. 344, id. Bol. S. 372. „Fronde simpliciter lobata (vix laciniata), interdum

substipitata". Sporen 4-gliederig, wasserhell, 33—50 μ lang, 8—9 μ dick. — An Baumstämmen, Ostindien, Neugranada, Bolivien.

Var. *ornata* Müll. Neogr. S. 41 et in Hedw. 1895 S. 28. „Platyloba brevius incisa lobis margine fasciculis pilorum penicilliformibus ornatis". — Neugranada.

Var. *damaecornifolia* (Tuck. in Wright Cub exs. 56) Müll. L. B. 1625. „Laciniae oblongae circa 4 mm tantum latae". — Kuba.

Var. *L'Herminieri* (Fée in Mus. Paris) Nyl. in Flora 1874 S. 71. Synon. *S. tomentosa* var. *sublutescens* Nyl. in Lechl. Per. exs. 3124, 3126. „Thallo lutescente". — Tropisches Amerika.

159. *Stictina Andreana* Müll. Neogran. S. 10. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 40—50 μ lang, 10—12 μ dick. — Zwischen Moosen auf der Erde, Mexiko, Neugranada, Kumana.

160. *S. pericarpa* Nyl. (Exot. S. 214) Syn. I S. 343. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 28—36 μ lang, 9 μ dick. — An Baumstämmen, Peru.

161.* *S. impressula* Nyl. (Nov. Granat. Add. S. 537) in Flora 1874 S. 71 non Müll. Exs. Lind. 119, 120 (latior). „Sporae 3-septatae, longit. 30—48 μ, crassit. 10—11 μ" Nyl. in lit. — Neugranada, Bolivien, Brasilien.

162. *S. Weigelii* (Isert in Ach. L. U. S. 446). Synon. *Lobaria quercizans* Mich. Bor.-Am. II S. 324 p. p., *Parm. querc.* Ach. l. c. S. 464 p. p., *Sticta querc.* Del. Stict. S. 84, *Stictina querc.* Nyl. Syn. I S. 344, *Sticta Weigelii* Wain. Brés. I S. 189, *S. Jamesonii* Mnt., *S. leucosticta* Hmpe, *S. Cinchonarum* Del. Exs. Husn. 433—435, 437 (status rufescens), Lind. 2527, 2539. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 30—33 μ lang, 8—9 μ dick. — An Baumstämmen und bemoosten Felsen, Afrika, Japan, Südasien, Java, Neuholland, Tasmanien, Tahiti, Sandwichinseln, Neukaledonien, Neuseeland, tropisches und südliches Amerika.

Ueber die Berechtigung des hier gewählten Artnamens siehe auch: Nyl. Antill. S. 7, id. Consp. S. 5, Nyl.-Hue Exot. 794 und Wain. Brés. I S. 189.

F. *Beauvoisii* (Del. l. c. S. 83, Nyl. l. c. S. 345). „Marginibus thallinis magis flexuosis, lobulis rotundatis, colore luride brunneo-rufescente". — An Bäumen und Felsen, östliches Afrika, Neuholland, Sandwichinseln, tropisches Amerika.

F. *trichophora* (Müll. L. B. 238). „Apotheciis pro parte hispidis". — An Baumrinde, Brasilien, Argentinien.

F. *ciliata* (Müll. L. B. 397). „Marginibus thallinis nigrociliatis". — An moosigen Baumstämmen, Karakas, Mexiko, Brasilien.

Var. *microphylla* (Krmplh. Austr. S. 335, Müll. Revis. Krmplh. austr. S. 4). „Minor, laciniis sinuato-pinnatifidis, marginibus erectis saepe sorediatis". — Rockhampton (Australien).

Var. *xanthotropa* (Krmplh. in Flora 1876 S. 62). „Thallus lutescens aut luridolutescens isidii pulvinulis sordide olivaceis consitus". — Auf Rinde, Südbrasilien.

Var. *leucoblephara* (Müll. Schenk. S. 227). „Tenuis impresso-punctata marginibus albociliatis“. — An Bäumen, Süd-Brasilien.
Var. *schizophylliza* (Nyl. Antill. S. 7). Exs. Hüsn. 436. „Coriacea marginibus thallinis laciniatulis vel laciniatulo-proliferis“. — Antillen, Guadeloupe.
F. *appendiculata* (Müll. L. B. 397). „Tenuior magisque divisa“.— Norfolkinsel (Australien).
F. *dissecta* (Müll. L. B. 1625). „Laciniis membranaceis“. — Jamaika, Kostarika.
Var. *peruviana* (Del. Stict. S. 88, Nyl. l. c.), Synon. *S. Chiarii* Jatta. Exs. Lind. 123. „Thallo brunneo nigrescente in aequali“.— An Felsen und Baumrinde, Schoa, Zeylon; Sandwichinseln, Kostarika, Neugranada, Peru, Argentinien.

163.* *Stictina Gaudichaudii* (Del. Stict. S. 80) Nyl. Syn. I S. 345. Synon. *S. macloviana* Fr. S. O. V. S. 282. Exs. Lechl. Magell. 1348. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 34—36 μ lang, 7—8 μ dick. — Südlichstes Amerika.

164.* *S. lutescens* (Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 179) Nyl. Syn. I S. 346. Synon. *S. xanthosticta* Pers., *S. Brasiliensis* Del. Sporen nach Müll. L. B. 1306: 2—4-gliederig, 23—32 μ lang, 7—8 μ dick. — Java, Sandwichinseln.

165. *S. Schnyderi* Müll. L. B. 176. Sporen 4-gliederig, wasserhell, 26—31 μ lang, 4,5—5 μ dick. — An Bäumen, Argentinien.

166. *S. strictula* (Del. Stict. S. 112) Nyl. Syn. Nov. Caled. S. 14. „Sporae 3-septatae longit. 25—30, crassit. 9—8 μ“ Nyl. in lit. — An Baumstämmen, Madagaskar, Maskarenen, Polynesien.

167. *S. macrophylla* (Bory Hb., Del. Stict. S. 110) Nyl. in Flora 1869 S. 118 nota nec *S. damaecornis* var. *macroph.* Hook. Br. Flora II S. 108, Bab. New Zeal. S. 15, Hepp Fl. E. exs. 869, Mudd Brit. Lich. S. 89 nec *S. sinuosa* var. *macrophylla* Müll. Sporen 4-gliederig, blassbraun, 25—45 μ lang, 8—10 μ dick (länger als bei *S. damaecornis*). Madagaskar, Maskarenen, Australien.
Der erste, welcher diese Art unter den Stikteen mit blaugrünen Gonidien subsummirte, war Schwendener. Bory's Benennung hat sich ohne Zweifel von Anfang an auf diese Pflanze bezogen und dürfte ihr auch bleiben.
F. *badia* (Moug. Hb., Del. l. c. S. 113) Müll. Rev. Féean. S. 13. „Thallo supra badio“. — Maskarenen, Neuholland.
F. *speirocarpa* Nyl. l. c. „apotheciis sparsis“. — Australien.

168. *S. ambavillaria* (Bory Voy. III S. 100) Nyl. Syn. I S. 346, *S. fuliginosa* Ach. Syn. S. 236 p. p. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 35—42 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumstämmen und Aesten, West-, Ost- (Kilimandscharo) und Südafrika, Bourbon, Madagaskar, Japan, Sandwichinseln, Brasilien, Argentinien.
Var. *papyrina* Nyl. (En. S. 100) Syn. l. c. „Thallo tenuiore infra subnudo“. — Bourbon, Madagaskar. Müller (L. B. 62) hält diese Form für *Sna. tomentosa.*

169. *S. Magellanica* (Fr. S. O. V. S. 283) Müll. L. B. 1073. Sporen 4—6-gliederig, wasserhell, 40—55 μ lang, 7—8 μ dick. — Magellanstrasse.

170. *Stictina limbata* (Sm. E. B. t. 1104) Nyl. Syn. I S. 346. Exs. Cromb. 35, Desm. 657, Hepp Fl. E. 369, Larb. Caes. 15, Schaer. 557, Welw. 3. Apothezien unbekannt. — An Baumstämmen und bemoosten Felsen, Europa, Schoa, Natal, Transvaal, Oregon.

Var. *umbilicariaeformis* (Hochst. in Schimp. Abyss. exs. 539) Nyl. Syn. I S. 347. Exs. Schimp. l. c. „Thallo nonnihil rigescente et saepe apotheciis ferace, tunc sorediis nullis". Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 27—36 μ lang, 3—5mal länger als dick. — Abyssinien und tropisches ostafrikanisches Seengebiet.

171. *S. Andensis* Nyl. in Flora 1864 S. 617. Exs. Lind. 124. Sporen 4-gliederig, 32—38 μ lang, 7—8 μ dick. — An Bäumen, Neugranada, Bolivien.

F. *melanocarpa* Müll. Neogran. 1879 S. 11. — Bolivien, Chimborazo.

Diese Form wird schon von Nyl. (Boliv. 1862 S. 372) erwähnt und dort als krankhaft bezeichnet.

Var. *dividens* Nyl. Boliv. S. 372. „Thallo lobato-diviso, sporis longit. 20—33 crassit. 6—7 μ". — Bolivien.

172. *S. fuliginosa* (Dicks. Crypt. Brit. I S. 13) Nyl. Syn. I S. 347. Exs. (grossentheils nach Arnold) Anzi It. sup. 97, Arn. Jura 1100 (fr.), Bad. Krypt. 317, Barth 20 (?), Cromb. 133, Del. 7, Desm. 635, 1235, Erb. critt. 929, Flag. 155, 156, Fw. 836, Hepp Fl. E. 371 p. p., Kern. 1541, Larb. Caes. 61, Le Jolis 51, Lind. 702, Ludw. 185 B, Malbr. 313, M.N. 542, Nyl. Par. 30, Oliv. 324, Rbh. 70, Roumg. 246, Schaer. 386, Zw. 324 (fr.). Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 27—40 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumstämmen und noch häufiger an bemoosten Felsen, Europa (hier fast immer steril), Abyssinien, tropisches Ost- und Westafrika, Südafrika, Madagaskar, Bourbon, Neuseeland, Kostarika, Mexiko, Neugranada, Bolivien, Peru, Chile, Patagonien, Feuerland.

Var. *obvoluta* (Del. Stict. S. 68 non Ach. L. U. S. 452) Nyl. Syn. I S. 347. „Thallo scrobiculato". — Europa, Amerika.

Var. *firmior* Cromb. Falkl. S. 229. „Lurida, crassior, firmior". — Sandy Point (Magellanstrasse).

Var. *Willdenowii* (Del. l. c. S. 69) Nyl. l. c. „Thallo subtiliter parceque albopiloso". — Karakas, Südamerika.

Var. *sorediantha* Müll. Knight. S. 6. „Pagina superior pustulis isidiosis mox pulveraceis et in soredia abeuntibus ornata". — Neuseeland.

173. *S. sylvatica* (L. S. V. 961) Nyl. Syn. I S. 348. Exs. (nach Arnold) Anzi It. sup. 96, Arn. Jura 1371, Cromb. 134, Del. 8, Desm. 638, 1238, Flag. 117, Fw. 83 A, Fr. 79, Funck 442, Hepp Fl. E. 371 p. p. 868, id. K. Z. 33, Leight. 109, 142, Le Jolis 52, Ludw. 185 A, Malbr. 155, Nyl. Mt.-D. 25, id. Paris. 111, Rbh. 910, 955, Roumg. 131, Schaer. 258, Stenh. 8. Sporen 2-gliederig, wasserhell, 25—27 μ lang, 8—10 μ dick. — An Baumstämmen und bemoosten Felsen, Europa, Algerien, Kap g. H., Nordamerika.

174. *Stictina Dufourii* (Del. Stict. S. 78) Nyl. Syn. I S. 348. Synon. *S. fimbriata* Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 180, *S. elegans* Deak. in Leight. exs. 173, Exs. Bourgeau Canar. 1123 (stipit.), Cromb. 125, Desm. 636, Hepp Fl. E. 370, Leight. 173, Welw. 5. Thallus mitunter etwas gestielt. „Apothezien auf der obern Fläche des Thallus zerstreut, weniger selten als bei vorhergehender Art. Sporen spindelförmig, 2—4-gliederig, 25—40 μ lang, 4—5 mal länger als dick". Nach Flagey Lich. Fr. Comt. I S. 140. — Europa, Madeira, Kanaren.

Flagey hat diese Art bei Boujeailles im Freigrafenamt in mehreren fruchttragenden Exemplaren auf Tannen gefunden.

b) Arten mit Stiel.

Bei *Stictina neocaledonica, cyphellulata, marginifera, longipes, calithamnia, Heppiana, suborbicularis* und *brevipes* (mehr als der Hälfte der Arten) sind die Sporen unbekannt. Bei *Stictina filicinella, ciliaris* und *peltigerella* erreichen dieselben höchstens die Länge von 36 μ, während sie bei *Boschiana, gracilis, orbicularis* und *filicina* in einer Länge von 46—70 μ beobachtet werden. Nur *Stictina orbicularis* hat gefärbte (braune) Sporen.

175. *S. Boschiana* (Mnt. Syll. S. 327) Nyl. Syn. I S. 348. Exs. Zoll. 213, 1799. Sporen 2—4-zellig, wasserhell, 46—69 μ lang, 11—13 μ dick. — An bemoosten Stämmen, Java.

176. *S. cyphellulata* Müll. L. B. 396. Sporen unbekannt. — An bemoosten Stämmen, Queensland, Neukaledonien.

177. *S. gracilis* Müll. L. B. 1595. Sporen spindelförmig, 2—4-gliederig, 50 μ lang, 7—8 μ dick. — Im Gebirgsland, Japan.

178. *S. filicina* (Ach. Meth. S. 275 p. p.) Nyl. Syn. I S. 349 p. p., id. Consp. S. 5 non *S. filicina* Mnt. Jav. S. 13. Synon. *S. biatora* DN. Stict. S. 13 et *S. coerulescens* ib. S. 12. „Sporae fusiformes 1—3-septatae long. 26—50, crassit. 9—12 μ" Nyl. in lit. — An Baumstämmen, Ostindien ?, Java, Neuholland, Neuguinea, Tahiti, Jamaika, Chile, Patagonien, Feuerland.

Var. *latissima* Nyl. in Cromb. Falkl. S. 239. „Thallo majore". — An Bäumen, Magellanstrasse.

Var. *stenoloba* Nyl. Consp. S. 5. Synon. *S. filic.* var. *lineariloba* Mnt.-v. d. Bosch Java S. 14 non Mnt. Chile S. 122. „Thallo flabellato-pinnatifido, laciniis angustis linearibus". — Auf Rinde, Java.

179. *S. neocaledonica* Müll. L. B. 400. Apothezien unbekannt. — In Bergwäldern, Neukaledonien.

180. *S. marginifera* (Mnt. Chil. S. 122) Nyl. Syn. Nov. Caled. S. 14. Steril. — Neukaledonien, Chile.

F. *coralloides* Müll. L. B. 399 (aus Flora 1882 S. 302). — Neukaledonien, Magellanstrasse.

Schon von Nylander l. c. (1868) erwähnte, wenn auch nicht mit Namen belegte Form.

181. *S. longipes* Müll. L. B. 401. Entwickelte Sporen unbekannt. — Valdivia.

182. *S. filicinella* Nyl. (En. S. 102) Syn. I S. 349. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 32—35 μ lang, 7—8 μ dick. — An Baumstämmen in feuchten Waldungen, Venezuela, Kolumbia.
183. *S. calithamnia* (Tayl. in Journ. Bot. 1847 S. 183) Müll. L. B. 1290. Synon. *Leptogium calith.* Nyl. Syn. I S. 126. Apothezien unbekannt, Zyphellen fehlend. — Insel Juan Fernandez.
184. *S. ciliaris* (Mnt. Syll. S. 326) Nyl. Syn. I S. 350. Exs. Zoll. 212. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 30 μ lang, 9 μ dick. — An bemoosten Baumstämmen, Java.
185. P. *Heppiana* Müll. L. B. 86. Exs. Zoll. 1511, 2103. Apothezien unbekannt. — Java.
186. *S. suborbicularis* Müll. Brisb. S. 387. Apothezien unbekannt. — Auf Erde über Moosen, Neuholland.
187. *S. orbicularis* (Al. Braun apud Mey.-Fw. in N. Act. Nat. Cur. XIX Suppl. I S. 115) Nyl. Syn. I S. 350. Synon. *S. marginalis* Bory, *S. filicina* var. *fungoides* Hepp. Exs. Hook.-Thomas 2004, Zoll. 1448. Sporen 2-, selten 4-gliederig, braun, 40—48 μ lang, 8 μ dick. — An Baumstämmen in Wäldern, Bourbon, Ostindien, Java, Manila.
188. *S. brevipes* Müll. L. B. 398. Apothezien unbekannt. — Neuholland.
189. *S. peltigerella* Nyl. Nov. Granat. S. 19. Exs. Lind. 2533. Sporen 2—4-gliederig, wasserhell, 30—36 μ lang, 8—10 μ dick. — Auf Steinen in Gebirgsbächen (an beschatteten Stellen), Neugranada.

III. Einige statistische Untersuchungen insbesondere über die geographische Verbreitung der Grübchenflechten.

A.

Es beträgt bei	die Zahl der Arten überhaupt:	die Zahl der Arten mit Varr. und Formen:	die Zahl der Varr. und Formen:	Auf jede variable Art kommen durchschnittlich Varr. u. Formen:
Ricasolia . . .	35 (18,52 %)	6 (17 %)	9	1,5
Sticta	82 (43,38 %)	24 (22 %)	60	2,5
Stictina . . .	72 (38,09 %)	26 (36 %)	68	2,44

Dieser Tabelle zufolge nimmt mit der Zunahme der variablen Arten auch gleichzeitig die Anzahl der Varietäten und Formen zu. Ebenso ist die Variabilität bei *Ricasolia* erheblich geringer als bei den beiden anderen Gattungen. Diese geminderte Variabilität der *Ricasolia*-Arten steht wohl im engsten Zusammenhang mit dem hier sehr seltenen Vorkommen von Soredien und Isidien, welche an der Varietäten- und Formenbildung bei den Grübchenflechten sonst stark betheiliget sind.

In unserer Lichenentribus enthalten, wie bekannt, die Gattungen *Ricasolia* und *Sticta* (35 + 82 = 117 Arten) gelbgrüne, die Gattung *Stictina* (72 Arten) dagegen blaugrüne Gonidien; ersteres trifft bei 61,9 %, letzteres bei 38,1 % der Stikteenarten zu. Diese beiden

Artenzahlen entsprechen den Müller'schen Gattungen *Sticta* mit 117 und *Stictina* mit 72.

Lückenfreie Unterrinde besitzt ausschliesslich die Gattung *Ricasolia* (35 Arten). Gewebslücken in der Unterrinde kommen vor

	bei *Sticta*-arten		*Stictina*-arten		unter der Gesammtzahl d. Arten beider
in Form von weissen Flecken	3	+	3	=	6
„ „ „ Pseudozyphellen	43	+	31	=	74
(weissen)	(22)	+	(16)	=	(38)
(gelben)	(21)	+	(15)	=	(36)
„ „ „ echten Zyphellen	36	+	38	=	74
(ungestielte Arten)	(25)	+	(23)	=	(48)
(gestielte Arten)	(11)	+	(15)	=	(26)
	82	+	72	=	154

Wir zählen demgemäss: Ezyphellaten 35 = 18,465 %,
Lakunomakulaten 6 = 3,17 %,
Pseudozyphellaten 74 = 39,15 %,
Euzyphellaten 74 = 39,15 %.

Während die Lakunomakulaten unter *Sticta* und *Stictina* in ein- und derselben Artenzahl vorkommen, haben die Pseudozyphellaten unter den Arten ersterer Gattung das Uebergewicht mit 52,44 % gegenüber 43,05 % bei *Stictina;* in letzterer Gattung herrschen dagegen die Euzyphellaten (namentlich die gestielten) mit 52,77 % vor; die gestielten aber mit 20,83 % (gegen 14,63 bei *Sticta*).

Obige Zahlen geben gleichzeitig ein Bild von der numerischen Stärke der Gattungen nach Wainio'scher Auffassung, wonach

Lobaria Wain. *(Stictei ecyph. + lacunomacul.)* 41,
Pseudocyphellaria Wain. *(Stictei pseudocyph.)* 74 und
Sticta Wain. (*Stictei eucyphellati)* ebenfalls 74 Arten besitzt.

Ueber das sehr erhebliche Vorherrschen der braunen Sporen bei den Stikten und Stiktinen mit Pseudozyphellen wurde schon im ersten Abschnitte dieser Abhandlung gesprochen, ohne auf genaueren statistischen Nachweis einzugehen. Für die langgestreckten (nadelförmigen und ähnliche) Sporen, bei der Hälfte der *Ricasolia*-Arten vorkommend, scheint da, wo sie in den andern beiden Gattungen getroffen werden, irgendwelcher nähere Zusammenhang mit sonstigen Organisationsverhältnissen zu bestehen: bei *Sticta*- und *Stictina*-Arten mit weissen Pseudozyphellen und bei gestielten Euzyphellaten trifft man sie nicht; dagegen kommen sie unter den Lakunomakulaten je bei einer *Sticta* und einer *Stictina*, ferner 2 mal bei *Sticta* mit gelben Pseudozyphellen und parmelioidem Gehäuse, 3 mal bei *Stictina* mit gelben Pseudozyphellen und lekanorinischem Gehäuse und 7 mal bei ungestielten Sticta-Arten mit echten Zyphellen, in Summa 32 mal (= 16,93 % aller Grübchenflechten) vor.

B.

Nunmehr soll, annähernd im Einklange mit den Ausgangspunkten, von welchen Nylander bei seinen kurzen allgemeinen Angaben über

Verbreitung der Grübchenflechten geleitet wurde, die letztere in Betracht gezogen werden und zwar einmal mit Bezug auf die 5 konventionellen Gebiete, welche wir Erdtheile nennen, und zum andern mit Bezug auf die 5 Erdgürtel und auf die 4 Erdhemisphären. Vielleicht ist es später einmal bei intensiverer Verfolgung dieses Weges möglich, Gesetze von grösserer Tragweite für die Ausbreitung unserer Lichenengruppe über die Kontinente und Inseln der Erdoberfläche zu entdecken. Noch ist hier zu bemerken, dass unter den für die einzelnen Arten bei den nunmehr folgenden Angaben aufgebrachten Verbreitungsbezirken auch diejenigen der zur betreffenden Art gehörenden Varietäten und Formen miteinbezogen sind und vom Verfasser, welcher zur Zeit des Abschlusses vorliegender Ausarbeitung sich nicht der wünschenswerthen Gesundheit zu erfreuen hatte, für möglicherweise unterlaufene kleinere, jedenfalls unerhebliche Irrthümer um Entschuldigung gebeten werden muss.

α) Die Verbreitung nach Erdtheilen.

Ricasolia (35 Arten).

Von den 17 kurzsporigen Arten der Gattung sind es 12, welche keinen netzartig unterbrochenen Filz an der Unterseite besitzen; hievon treffen wir in E (Europa) 1, Af (Afrika) 5, As (Asien) 3, Au (Australien) 3 und in Am (Amerika) 6 Arten. Unter diesen ist in E keine endemisch, dagegen sind endemisch in Af 3, As 1, Au 1 und Am 4; gemeinschaftlich gehören As Au 1, E Af Am 1 und E As Au Am 1 Art an. Die 5 Arten mit netzartigem Faserfilz bewohnen ausschliesslich Amerika. Demnach haben wir von sämmtlichen 17 kurzsporigen Arten in Am 11 mit 9 endemischen Arten, während die übrigen Zahlen bei der Summation unbeeinflusst bleiben.

Unter den 18 Arten mit nadelförmigen Sporen bewohnen E 1, Af 4, As 6, Au 4 und Am 10 und zwar sind hiervon endemisch in E 0, Af 2, As 4, Au 1 und Am 6, dann in Af Au 2, As Au 1, Au Am 1 und E As Au Am 1. Sehr auffallende Unterschiede mit Bezugnahme auf die Verbreitung nach Erdtheilen bestehen zwischen beiden Gruppen nicht.

Die Arten der gesammten Gattung vertheilen sich auf E mit 2, Af 9, As 9, Au 7 und Am 21 Arten; hievon endemisch in E 0, Af 5, As 5, Au 2, Am 15, dann in Af Am 7, As Au 2, Au Am 1, E Af Am 1, E As Au Am 1 und Af As Au Am 1. Demnach besitzt Amerika mit 60 % die grösste Anzahl der überhaupt, wie auch mit 42,8 % die grösste Anzahl der endemisch vorkommenden Arten; ja die ganze charakteristische Artengruppe mit netzförmigem Filzwerke wird daselbst ausschliesslich getroffen. Auf diesen Welttheil folgen As und Af mit je 25,71 % Rikasolia-Arten, worunter je 14,02 % endemisch, dann Au mit 20 %, wovon 5,71 % endemisch, endlich E mit 5,71 % Arten, wovon keine endemisch ist.

Sticta (82 Arten).

Hievon zählen nur 3 Arten zur Abtheilung der Lacunomaculaten, wovon in E 2, Af 1 As 2, Au 1 und Am 3 vorkommen; unter

ihnen sind endemisch in Am 1, in E As Am 1 und gemeinschaftlich allen Erdtheilen je 1 Art.

Von den Leukopseudozyphellaten (22 Arten) finden sich in E 0, Af 1, As 4, Au 19 und Am 7; darunter endemisch in Au 12 und Am 3, ferner in As Au 3, Au Am 2, Af Au Am 1 und As Au Am 1 Art. Grösste Verbreitung dieser Gruppe in Au mit 86,36 %, worunter 54,54 % endemisch. Die Xanthopseudozyphellaten (21 Arten), in solche mit lekanorinischem und solche mit parmelioidem Gehäuse zerfallend, vertheilen sich, was die erste Gruppe (7 Arten) anbetrifft, auf Au mit 4 und Am 5; davon endemisch in Au 2, Am 3 und Au Am 2. Von den Arten mit parmelioidem Gehäuse (14) entfallen auf E 1, Af 2, As 1, Au 12 und Am 5. Endemisch sind in E 0, Af 1, As 0, Au 8, Am 1, gemeinsam in Au Am 3 und allen 5 Erdtheilen 1 Spezies. Sie haben in Australien ihren Schwerpunkt mit 87,71 % der überhaupt und mit 57,14 % der endemisch vorkommenden Arten. Die Xanthopseudozyphellaten im Ganzen beherbergen in E 1, Af 2, As 1, Au 16 und Am 10 Arten, worunter endemische in E 0, Af 1, As 0, Au 10, Am 4, in Au Am 5 und allen 5 Erdtheilen gemeinschaftlich 1 Spezies. Auch hier steht Au den übrigen Erdtheilen weit voran.

Von der gesammten Abtheilung der Pseudozyphellaten (43) bewohnen E 1, Af 3, As 5, Au 35 und Am 27 Arten; hievon endemisch in E 0, Af 1, As 0, Au 22 und Am 7 Arten, gemeinsam in As Au 3, Au Am 7, Af Au Am 1, As Au Am 1 und allen 5 Welttheilen 1 Art. Australien behauptet wiederum den Vorrang mit 76,72 % der überhaupt vorkommenden und 48,76 % der endemischen Arten.

Unter den Euzyphellaten (36 Arten) sind 25 ungestielt, 11 gestielt. Erstere zerfallen in 18 Arten mit kürzeren und 7 mit langgestreckten Sporen; von jenen besitzt E 1, Af 6, As 3, Au 8 und Am 12 Arten; endemisch sind in E 0, Af 2, As 0, Au 3 und Am 8 Arten, ausserdem gemeinsam in Au Am 1, Af As Au 2 und in den 5 Erdtheilen zusammen 1 Art. Höchste Artenzahl in Am mit 11, worunter endemisch 8. Gestrecktsporige Arten beherbergt E 1, Af 1, As 6, Au 1, Am 0, hievon in E 0, Af 0, As 4, Au 1, Am 0, E As 1 und Af As 1 Arten. Aus dieser Gruppe ist nichts in die westliche Erdhälfte hinübergedrungen; ihr Mittelpunkt ist As mit 6 Arten, wovon 4 endemisch. Die ungestielten Euzyphellaten sind demnach über die Erdtheile verbreitet wie folgt: Es zählen E 2, Af 7, As 10, Au 9, Am 12 Arten, hievon endemisch in E 0, Af 2, As 4, Au 4, Am 8, E As 1, Af As 1, Au Am 1, Af As Au 2, As Au Am 1 und allen Erdtheilen gemeinsam 1. Von gestielten Euzyphellaten bewohnen As 1, Au 8, Am 3 Spezies; hievon endemisch in Au 7 und in Am 3; gemeinschaftlich besitzen As Au 1 Art; es sind wohl 2 Zentren anzunehmen: ein australisches, welches 1 Art an As abgegeben haben mag, und ein schwächeres amerikanisches. Die sämmtlichen Euzyphellaten vertheilen sich auf E mit 2, Af 7, As 11, Au 17, Am 15 Arten, darunter endemisch in E 0, Af 2, As 4, Au 11, und Am 11 Arten, dann in E As 1, Af As 1, As Au 1, Au Am 1, Af As Au 2, As Au Am 1 und allen 5 Erdtheilen gemeinsam 1 Art.

Die Vertheilung der gesammten Gattung über die 5 Erdtheile gestaltet sich in folgender Weise: von ihren 82 Arten beherbergt E 5, Af 11, As 18, Au 53, Am 45, davon leben endemisch in E 0, Af 3, As 4, Au 33, Am 19, E As 1, Af As 1, As Au 4, Au Am 8, E As Am 1, Af As Au 2, Af Au Am 1, As Au Am 2 und gemeinsam in allen 5 Erdtheilen 3. Die grösste Anzahl der Arten überhaupt (53 oder 64,63 %) wie auch der endemischen Arten (33 oder 40,24 %) weist Au auf; hieran schliesst sich Am mit 54,89 %, (wovon 23,17 endemisch), As mit 21,95, Af mit 13,52 und E mit 6,09 %; endlich kommt noch Au Am mit 9,75 % in Betracht.

Stictina (72 Arten).

Auch diese Gattung zählt, wie die vorhergehende, nur drei Lakunomakulaten, wovon in E 1, Af 2, As 2, Au 1 und Am 2; nur unter den beiden amerikanischen ist eine endemisch, die zweite Art bewohnt Af As Au, die dritte E Af As Am.

Unter den Pseudozyphellaten (31) mit weissen Zyphellen (16) fallen auf E 1, Af 5, As 8, Au 8 und Am 8 Arten; endemisch sind in E 0, Af 1, As 3, Au 2 und Am 4; ebenso bewohnen As Au 1, Af Au 1, As Au Am 1, Af As Au Am 2 und alle Welttheile gleichzeitig 1 Art. Die Xanthopseudozyphellaten (15) zerfallen in solche mit lekanorinischen und solche mit parmelioiden Apothezien, erstere wiederum in eine kleinere Gruppe mit nadelförmigen und eine grössere mit kürzeren, spindelförmigen Sporen. Die Gruppe mit nadelförmigen Sporen (3 Arten) ist auf Am beschränkt; die anderen mit kürzeren Sporen (7 Arten) vertheilt sich auf E mit 1, Af 4, As 4, Au 5 und Am 6 Arten; darunter endemisch in E 0, Af 0, As 0, Au 1 und Am 2; ferner gemeinschaftlich in E As Au Am 3 und in allen 5 Erdtheilen 1 Art. Am beherbergt von den Xanthopseudozyphellaten mit lekanorinischem Gehäuse sämmtliche Arten mit Ausnahme einer einzigen und besitzt im Ganzen 90 %, wovon endemisch 50 %. Die Gruppe mit parmelioiden Apothezien (5 Arten) gehört ausschliesslich der neuen Welt — Au 1, Am 4 Arten — an. Ihre Arten sind sämmtlich zugleich endemisch. Es stellt sich demnach die Verbreitung der Xanthopseudozyphellaten nach Erdtheilen folgendermassen heraus: E 1, Af 4, As 4, Au 6, Am 13, darunter endemisch in E 0, Af 0, As 0, Au 2, Am 9, Af As Au Am 3 und in allen 5 Erdtheilen 1. Amerika besitzt davon 87 %; hierauf folgt Au mit 59,75 %, worunter 23,17 % endemisch, As mit 21,95 %, worunter nur 4,87 % endemisch, Af mit 13,41 %, worunter 3,65 % endemisch und endlich Europa mit 6,09 % ohne endemische Arten; ausserdem spielen hier 8 in Au Am und 4 in As Au gemeinschaftlich vorkommende Arten mit 9,75 % und 4,87 % noch eine Rolle. Die Verbreitung der gesammten Pseudozyphellaten vollzieht sich nach folgendem Schema: E 2, Af 9, As 12, Au 14, Am 29 jeweils vorkommende Arten, worunter endemisch in E 0, Af 1, As 3, A 4, Am 13, sowie in Af Au 1, As Au 1, As Au Am 1, Af As Au Am 5 und in allen 5 Welttheilen gleichzeitig 2.

Die Euzyphellaten (38) zerfallen in 23 ungestielte und 15 gestielte Arten; von den ersteren sind vertreten in E 4, Af 9, As 4,

Au 7 und Am 18, darunter endemisch in Am 13, E Af 1, Af Au 2, As Au 1, E Af Am 2, Af As Au 1, E Af Au Am 1 und Af As Au Am 2 Arten. Die Mehrzahl der Arten (18) kommt in Am vor, worunter 13 endemische, die übrigen gehören je mehreren Erdtheilen gemeinschaftlich an. Von gestielten Arten (15) gedeihen in E 0, Af 1, As 6 Au 6 und Am 6, hievon endemisch in E 0, Af 0, As 4, Au 4 und Am 4 ferner Af As 1, Au Am 1 und As Au Am 1 Art. Verbreitung der Gesammtabtheilung der Euzyphellaten: E 4, Af 10, As 10, Au 13, Am 24, darunter endemisch in As 4, Au 4 und Am 17, ferner in E Af 1, Af As 1, Af Au 2, As Au 1, Au Am 1, E Af Am 2, Af As Au 1, As Au Am 1, E Af Au Am 1 und Af As Au Am 2 Arten. Der Löwenantheil von dieser Abtheilung fällt mit 63,15 %, der daselbst überhaupt gedeihenden und 44,73 % der endemischen Arten auf Am.

Die gesammte Gattung zählt in E 7, Af 21, As 24, Au 28 und Am 55 Arten, darunter endemische in E 0, Af 1, As 7, Au 8, Am 31, E Af 1, Af As 1, Af Au 3, As Au 2, Au Am 1, E Af Au 2, Af As Au 2, As Au Am 2, E Af As Am 1, E Af Au Am 1, Af As Au Am 7 und in allen Welttheilen verbreitet 2 Arten. Die grösste Zahl überhaupt vorkommender, sowie endemischer Arten fällt nunmehr wieder Am zu — in Prozenten mit 75,83 und 43,05. Darauf folgen Au mit 38,88 und 11,11 %, As mit 33,33 und 9,71 %, Af mit 29,16 und 1,38 % und E mit 9,71 % ohne endemische Arten. Endlich ist noch das gemeinschaftliche Vorkommen von 9,71 % der Arten in Af As Au Am hervorzuheben.

Die ganze Tribus (189 Arten)

ist in folgenden Verhältnissen über die 5 Erdtheile verbreitet: E 14, Af 41, As 51, Au 88, Am 121; hievon endemisch in E 0, Af 9, As 16, Au 43, Am 65, ferner in E Af 1, E As 1, Af As 2, Af Au 3, Af Am 2, As Au 8, Au Am 10, E Af Au 2, E Af Am 1, E As Am 1, Af As Au 2, Af As Am 2, Af Au Am 1, As Au Am 4, E Af As Am 1, E Af Au Am 1, E As Au Am 1, Af As Au Am 8 und in allen 5 Erdtheilen zugleich 5. Am beherbergt bei weitem die grösste Artenzahl mit 61,90 %, wovon 34,39 endemisch; die übrigen Erdtheile folgen mit den beigesetzten Werthen: Au 46,50 und 22,75 %, As 25,18 und 8,35 %, Af 21,69 und 4,76 %, E 7,50 % und ohne endemische Arten; von Bedeutung sind noch bezüglich der mehrere Erdtheile gemeinsam bewohnenden Arten: Au Am mit 5,24, As Au und Af As Au Am mit je 4,23 % und die Zahl der allen Erdtheilen gemeinschaftlichen Arten mit 2,64 %.

Vergleichung zwischen den beiden Gruppen, in welche die Stikteen nach der Natur ihrer Gonidien zerfallen.

Die Stikteen mit gelbgrünen Gonidien (*Ricasolia* + *Sticta*, zusammen 117) besitzen in E 7, Af 20, As 27, Au 60 und Am 66 Arten; hievon endemisch in E 0, Af 8, As 9, Au 35, Am 34, ferner in E As 1, Af As 1, Af Am 2, As Au 6, Au Am 9, E Af Am 1, E As Am 1, Af As Am 2, Af Au Am 1, As Au Am 2, E As Au Am 1, Af As Au Am 1 und über alle 5 Erdtheile verbreitet 3 Arten. In auffallender und nahezu gleicher Stärke kommen sie in Au und Am vor, in 2—3mal

geringerer Zahl in Af und As und endlich za. 9 mal seltener in Europa. Die Stikteen mit blaugrünen Gonidien (*Stictina* mit 72 Arten) dagegen vertheilen sich in nachfolgender Weise: E 7, Af 21, As 24, Au 28, Am 55; darunter endemisch in E 0, Af 1, As 7, Au 8 und Am 31; ferner in E Af 1, Af As 1, Af Au 3, As Au 2, Au Am 1, E Af Au 2, Af As Au 2, As Au Am 2, E Af As Am 1, E Af Au Am 1, Af As Au Am 7 und über alle Welttheile gleichzeitig verbreitet 2 Arten. Diese letztere Gruppe hat nur einen einzigen, aber den der vorigen Gruppe noch überragenderen Kulminationspunkt in Am; die Artenzahlen sind in Af, As und Au ums Zwiefache und darüber, in E aber etwa ums 8fache niedriger.

Vergleichung zwischen Stikteengruppen, wie sie sich aus Gesichtspunkte bezüglich Fehlens oder Vorhandenseins und Beschaffenheit von Gewebslücken in der Unterrinde ergeben.

In Betreff der Stikteen ohne Gewebslücken genügt es auf das oben bei *Ricasolia* Vorgetragene zu verweisen.

Von den Lacunomakulaten (6 Arten) treffen wir in E 3, Af 3, As 4, Au 2, Am 5 Arten; endemisch sind nur in Am 2, der Rest vertheilt sich mit je 1 Art auf E As Am, Af As Am, E Af As Am — und alle 5 Erdtheile besitzen ebenfalls 1 Art miteinander gemeinsam.

Die Pseudozyphellaten (74 Arten) vertheilen sich auf E mit 3, Af 12, As 17, Au 39 und Am 48 Arten. Endemisch gedeihen in E 0, Af 2, As 3, Au 26 und Am 20 Arten. Ausserdem sind gemeinsam Af Au 1, As Au 4, Au Am 7, Af Au Am 1, As Au Am 2, Af As Au Am 5 und allen 5 Erdtheilen 5 Arten.

Von den Euzyphellaten (ebenfalls 74 Arten) bewohnen E 6, Af 17, As 21, Au 30, Am 39, hievon in E 0, Af 2, As 8, Au 15 und Am 28 endemisch, in E Af 1, E As 1, Af As 2, Af Au 2, As Au 2, E Af Am 2, Af As Au 3, As Au Am 2, E Af Au Am 1, Af As Au Am 2 und allen Erdtheilen gemeinsam 1 Art.

Zu besondern Bemerkungen gibt diese Rubrik keine Veranlassung.

β) Verbreitung über die Erdhemisphären und Zonen.

Ricasolia (35 Arten).

Von den kurzsporigen Arten mit diffusem Faserfilz bewohnen W (westliche Hemisphäre) 4, O (östliche Hemisphäre) 6 und WO (beide Hemisphären) 2; dann N (nördliche Hemisphäre) 5, S (südliche Hemisphäre) 3 und NS (beide Hemisphären zusammen) 4; T (die tropische Zone) 11 und NgSg (nördliche und südliche gemässigte Zone) 1. Die Gruppe ist bemerkenswerth durch den fast ausschliesslichen Sitz in den Tropen; nur eine einzige Art bewohnt ausschliesslich beide gemässigten Erdgürtel. Die kurzsporigen Arten mit netzartigem Faserfilz, ausschliesslich in W und zwar im S mit 2 und NS mit 3 getroffen, ändern auch das Ergebniss für die gesammte Gruppe nur wenig. Sie ist tropisch, von der einzigen oben vermerkten in beiden gemässigten Zonen vorkommenden Art abgesehen.

Unter den Rikasolien mit gestreckten Sporen gehören dem W 6, dem O 8, dem WO 4, dem N 5, dem S 8 und dem NS 5 Arten an; ferner den T 7, dem Ng 4, dem Sg 1, den NgSg 2, den TSg 2 und den TNgSg 2 an. Es sind demnach die Arten dieser Gruppe ziemlich gleichförmig über die 3 mittleren Erdgürtel verbreitet. Die Verbreitung der Gattung *Ricasolia* vollzieht sich nach folgendem Schema: W 15, O 14, WO 6; N 10, S 13, NS 12; T 22, Ng 4, Sg 1, NgSg 4, TSg 2 und TNgSg 2. Während die Verbreitungsart über W, O, N, S nichts Bemerkenswerthes bietet, verdient hervorgehoben zu werden, dass unter 35 Arten 26 (74,28 %) die Tropen bewohnen und hievon 22 (65,71 %) ausschliesslich; der Rest ist über die gemässigten Gürtel vertheilt mit 9 Arten = 25,71 %.

Sticta (82 Arten).

Lacunomakulaten trifft man in W 1, O 0 und WO 2; im N 2, S 0 und NS 1; eine Art kommt in allen Erdgürteln mit Ausnahme des Sa (antarktischen) — wo Flechten überhaupt noch nicht getroffen wurden —, von den andern beiden Arten die eine im Ng und die andere im NgNa vor.

Die 22 Leukopseudozyphellaten sind vertheilt, wie folgt: W 3, O 16, WO 3; N 1, S 19, NS 2; T 7, Sg 10, TSg 3 und TNg 2. Bei weitem das Uebergewicht hat die südliche Hälfte der östlichen Halbkugel; ebenso sind die Tropenbewohner unter ihnen mit 12 in der Mehrzahl, wenn auch nur 7 Arten den T ausschliesslich angehören. Die Xanthopseudozyphellaten mit lekanorinischem Gehäuse (7) zählen auf W 3, O 2 und WO 2, auf N 0, S 6 und NS 1 Art; Sg wird von 6, TSg von 1 Art bewohnt. Ihr Zentrum liegt in der südlich gemässigten Zone der westlichen Halbkugel. Die Gruppe mit parmelioidem Gehäuse (14) ist dagegen in folgender Weise verbreitet: W 1, O 9, WO 4; N 0, S 13, NS 1; T 2, Sg 11, TSgNg 1; ihr Mittelpunkt ist die südlich gemässigte Zone der östlichen Halbkugel. *S. aurata* ist die einzige Art, welche die Tropen nach Norden überschreitet, um sich in letzterem bis gegen den Polargürtel hin zu verbreiten; ebenso überschreitet sie auch den Tropengürtel nach Süden. Nur 2 Arten dieser Gruppe sind rein tropisch. Die gesammte Abtheilung der Pseudozyphellaten (43) weist nunmehr das nachstehende Verbreitungsschema auf: W 7, O 27, WO 9; N 1, S 38, NS 4; T 9, Sg 27, TSg 4, TNg 2, TSgNg 1. Sie hat ihren Hauptverbreitungsbezirk in der südlichen gemässigten Zone der östlichen Halbkugel.

Die ungestielten Euzyphellaten mit kürzeren Sporen (18) sind vertheilt wie folgt: W 8, O 7, WO 3; N 3, S 11, NS 4; T 12, Sg 2, TNg 1, TSg 2, TNgSg 1; Verbreitung hauptsächlich in den Tropen, woselbst 12 endemisch sind; 1 Art in Sg, die übrigen den Tropen und dem einen oder andern, oder beiden gemässigten Gürteln gemeinsam. Die ungestielten Euzyphellaten (7) mit längeren Sporen, nur auf der östl. Halbkugel zu finden, zählen in N 5, in S 1 und in NS 1, in T 1, Sg 1 und Ng 5 Arten, gehören demnach bei weitem vorwiegend der Ng-Zone der östlichen Hemisphäre an, in

den Tropen und im Süden nahezu verschwindend. Die ungestielten Euzyphellaten im Ganzen (25) sind folgendermassen vertheilt: W 8, O 14, WO 3; N 8, S 12, NS 5; T 13, Sg 3, Ng 5, TNg 1, TSg 2, TNgSg 1, demnach unter Vorliebe für die Tropen über die drei innern Erdgürtel der westlichen und östlichen Halbkugel. Die gestielten Euzyphellaten (11) sind in beistehenden Verhältnissen verbreitet: W 3, O 8, WO 0; N 2, S 8, NS 1; T 5, Sg 5, TSg 1. Sie überschreiten gegen N den Wendekreis nicht, wohl aber gegen S mit 1 Art; 5 Arten gehören der südl. gemässigten Zone der östlichen Halbkugel an. Von den Euzyphellaten im Ganzen zählen wir in W 11, O 22, WO 3; N 10, S 20, NS 6; T 18, Sg 8, Ng 5, TNg 1, TSg 3, TNgSg 1. Vornehmlich von der Tropenzone, und zwar von der östlichen Hemisphäre ums Zwiefache zahlreicher als von der westlichen beherbergt, senden sie spärliche Ausläufer in die benachbarten gemässigten Gürtel, innerhalb welcher sie übrigens, wenn auch in bescheidener Anzahl, ebenfalls selbständig betroffen werden.

Von der Gesammtgattung *Sticta* finden wir in W 19, O 49, WO 14; N 13, S 58, NS 11; T 27, Sg 35, Ng 6, TNg 3, TSg 7, NgNa 1, TNgSg 2 und TSgNgNa 1. Bemerkenswerth ist das enorme Vorwiegen dieser Gattung 1° auf der östlichen Halbkugel und 2° südlich von der Linie, ferner die starke Anhäufung ihrer Arten in den Tropen und in der südlichen gemässigten Zone. Die Tropen beherbergen 40 (48,78 %) Stiktaarten, worunter 27 (32,92 %) ausschliesslich; die südlich gemässigte Zone aber weist sogar 45 (54,87 %) Arten, worunter 35 (42,68 %) eigene auf. Aussertropische Arten sind es 42 = 51,21 %, worunter 2 bis in die arktische Zone verbreitet sind.

Stictina (72 Arten).

Die Lacunomakulaten sind folgendermassen verbreitet: W 1, O 1, WO 1; N 2, S 0, NS 1; Ng 1, NgNa 1 und TNgSg 1; der südlichen Hälfte der westlichen Halbkugel fehlt ein Vertreter, dagegen ist ein solcher der nördlichen Hälfte derselben eigen. Eine Art bewohnt den Norden bis über die Polargrenze hinaus.

Die Gruppe der Leukopseudozyphellaten (16) hat in W 4, O 8, WO 4, N 4, S 9, NS 3, T 4, Ng 1, Sg 6, TSg 4 und TNgSg 1 Art aufzuweisen; sie ist am stärksten in O, S und Sg vertreten und zählt in den Tropen unter 9 Repräsentanten nur 4 eigene. Von den Xanthopseudozyphellaten mit lekanorinischem Gehäuse (10) fallen auf W 5, O 1, WO 4; N 0, S 8, NS 2; Sg 6, TSg 2 und TNgSg 2; sie herrschen vor im Süden der westlichen Halbkugel und zwar von ihrem Hauptsitz, der südl. gemässigten Zone, nach Norden bis über den Wendekreis hinausstrahlend. Die Xanthopseudozyphellaten mit parmelioidem Fruchtgehäuse (5) vertheilen sich also: W 4, O 1, S 5, Sg 3, TSg 2; von ihnen gelten die gleichen Bemerkungen wie von der vorigen Gruppe, abgesehen von der Begrenzung ihrer Verbreitung durch den nördl. Wendekreis. Von der Gesammtabtheilung der Pseudozyphellaten (31) bewohnen den W 13, O 10, WO 8; N 4, S 22, NS 5; T 4, Ng 1, Sg 15, TSg 8, TNgSg 3. Der Süden (namentlich aber

der südl. gemässigte Erdgürtel) beider Hemisphären wird fast mit gleicher Vorliebe von ihnen in Beschlag genommen. Von ungestielten Euzyphellaten (23) trifft man in W 13, O 4 und WO 6, in N 5, S 8 und NS 10, in T 10, Ng 1, Sg 3, NgSg 1, TNg 2, TSg 1 und TNgSg 5 Arten; sie herrschen im Süden der westlichen Halbkugel etwas vor. 18 Arten bewohnen die Tropen, worunter 10 ausschliesslich. Die Vertheilung der Euzyphellaten mit Stiel stellt sich folgendermassen dar: W 4, O 9, WO 2; N 3, S 10 NS 2; T 8, Ng 1, Sg 4, TSg 2. Die Mehrzahl bewohnt den Süden der östlichen Hemisphäre und zwar 10 die Tropen, worunter 8 ausschliesslich, 6 die südl. gemässigte Zone, worunter 4 ausschliesslich und 1 Art die nördl. gemässigte Zone. Von den bekannten Arten der Euzyphellaten (38) leben in W 17, O 13, WO 8; N 8, S 18, NS 12; T 18, Ng 2, Sg 7, NgSg 1, TNg 2, TSg 3, TNgSg 5. Ihre Verbreitung über östl. und westl. Hemisphäre weist keinen allzugrellen Kontrast auf, dagegen ist die südl. Halbkugel entschieden vor der nördlichen von ihnen bevorzugt. Die Mehrzahl der Arten (28) bewohnt die Tropen, allwo 18 ausschliesslich vorkommen; die südl. gemässigte Zone ist erheblich schwächer von ihnen bevölkert.

Die Gesammtgattung *Stictina* vertheilt sich wie folgt: W 31. O 24, WO 17; N 14, S 40, NS 18; T 22, Ng 4, Sg 22, TSg 11, TNg 2, NgSg 1, NgNa 1 TNgSg 9. Auch diese Gattung prävalirt, wie die beiden andern jenseits des Aequators, nicht so stark wie *Sticta,* stärker jedoch als *Ricasolia*; aber im Gegensatz zu *Sticta* gibt sie dem W vor dem O den Vorzug (*Ricasolia* ist nahezu gleichmässig über diese beiden Halbkugeln vertheilt). In den Tropen ist *Stictina* mit 44 Arten (61,11 %) vertreten, wovon die Hälfte (30,55 %) daselbst ausschliesslich vorkommt, in der südlich gemässigten Zone 43 mal (59,72 %), worunter 22 (30,55 %) eigene Arten. Die Anzahl extratropischer Arten beträgt 28 (= 38,88 %), wovon eine bis in die arktische Zone hineingreift.

Die ganze Tribus (189 Arten).

Sie ist nach beistehendem Schema verbreitet: W 65, O 87, WO 37, N 37, S 111, NS 41, T 71, Ng 14, Sg 58, TSg 20, TNg 5, NgSg 5, NgNa 2, TNgSg 13, TNgSgNa 1. Während sie auf der östlichen Hemisphäre gegenüber der westlichen nur unerheblich vorherrscht, behauptet sie südlich der Linie in sehr auffallendem Maasse den Vorrang gegenüber der nördlichen Hemisphäre. Unter allen Erdgürteln ist sie am stärksten in den Tropen vertreten mit 110 Arten (58,20 %), worunter 71 (37,03 %) endemisch. Die südliche gemässigte Zone bewohnen nur 101 Arten (53,43 %), worunter 58 (30,68 %) endemisch.

Vergleichung zwischen den beiden Gruppen, in welche die Stikteen der Natur ihrer Gonidien nach zerfallen.

Stikteen mit gelbgrünen Gonidien beherbergt W 34, O 63, WO 20; N 23, S 71, NS 23; T 49, Sg 36, Ng 10, NgNa 1, TNg 3, TSg 9, NgSg 4, TNgSg 4, TNgSgNa 1 Arten, während die Stikteen mit blaugrünen Gonidien in beistehender Weise verbreitet sind: W 31,

O 24, WO 17; N 14, S 40, NS 18; T 22, Ng 4, Sg 22, TNg 2, TSg 11, NgSg 1, NgNa 1, TNgSg 9 und TNgSgNa 1. Der erstere Typus herrscht auf der östlichen Hemisphäre mit 53,84 % seiner Arten, der zweite auf der westlichen mit 43,05 % vor. Mit gleicher Vorliebe dagegen wenden beide die prozentuale Mehrheit ihrer Arten der südlichen Erdhälfte zu und zwar die erste Gruppe mit 60,68, die zweite mit 55,55 %. In den Tropen findet man 56,41 % der ersteren Gruppe, worunter 41,88 % ausschliesslich und 62,50 % der zweiten Gruppe, worunter 30,55 % ausschliesslich, ähnlich in der südlich gemässigten Zone für die erste Gruppe 46,15 % (30,76 %) und für die zweite 61,11 % (30,55 %).

Vergleichung zwischen Stikteengruppen, wie sie sich von dem schon oben geltend gemachten Gesichtspunkt betreffs Beschaffenheit der unteren Rinde ergeben.

Bezüglich der Stikteen ohne Gewebslücken siehe die Gattung *Ricasolia* (oben).

Lakunomakulaten (6) beherbergt W 2, O 1, WO 3, N 4, S 0, NS 2; Ng 2, NgNa 2, TNgSg 1 und TNgSgNa 1.

Die Verbreitung der Pseudozyphellaten (74) ergibt sich aus folgender Tabelle: W 20, O 37, WO 17; N 5, S 60, NS 9; T 13, Ng 1, Sg 42, TSg 12, TNg 2 und TNgSg 4.

Die Euzyphellaten (74) sind folgendermassen vertheilt: W 28, O 35, WO 11; N 18, S 38, NS 18; T 36, Sg 15, Ng 7, TNg 3, TSg 6, NgSg 1 und TNgSg 6.

Die Stikteen ohne Gewebslücken an der Unterrinde *(Ricasolia)* sind hervorragend, wenn auch nicht ausschliesslich tropische Flechten, ohne besondere Vorliebe für die eine oder die andere der verschiedenen Hemisphären. Die Lakunomakulaten gehören hauptsächlich der nördlichen Halbkugel an und verbreiten sich von da nur spärlich in die Tropen, in diesem Falle jedoch auch über dieselben weiter hinaus; unter ihnen sind diejenigen Grübchenflechten zu suchen, welche sich auch in die arktische Zone erstrecken. Die Pseudozyphellaten, in der südlichen Hemisphäre sehr stark und auch in der östlichen erheblich vorwiegend, sind nur mit 41,90 %, ja ausschliesslich sogar nur mit 17,50 % der Arten in den Tropen, dagegen sehr reich in der südlichen gemässigten Zone vertreten und zwar mit 54 (72,97 %) Arten, von welchen der letzteren 42 (56,73 %) ausschliesslich angehören. Hiervon wesentlich verschieden ist das Verhalten der Euzyphellaten; ihr Uebergewicht fällt wie bei der vorhergehenden Abtheilung in die östliche und südliche Hemisphäre, jedoch in entschieden geringerem Belange als bei den Pseudozyphellaten; dagegen bevölkern sie die Tropenzone weit ergiebiger als die letzteren. Es wohnen dort 68,91 % Euzyphellaten, wovon 48,64 % ausschliesslich, während die südliche gemässigte Zone nur von 37,83 % — ja ausschliesslich nur von 20,27 % bevölkert ist. Man wird unschwer ersehen, dass bei gleicher Stärke beider Abtheilungen (mit je 74 Spezies) sie in

Bezug auf ihre Vertretung in den Tropen und in der südlichen gemässigten Zone gleichsam die Rollen vertauscht haben.

Ich verzichte hiermit auf eine weitere Inanspruchnahme der Künste der Statistik; Kraftproben könnten hier unversehens in Kraftverschwendung ausarten — auf einem Gebiete, wo noch so viel andere sicherere und reichlicher lohnende Arbeit zu verrichten übrig bleibt.

Konstanz, Mitte Juni 1895.

Alphabetisches Namensverzeichniss unter Hinweisung auf die laufenden Nummern des speziellen Theiles.

Adpressa (Müll.) 4.
adscripta Nyl. 20.
adscripturiens Nyl. 21.
aequalis (Wain.) 29.
aggregata Del. 37.
albocyphellata Müll. 70.
albocyphellata Nyl. 142, 146.
ambavillaria (Bory) 168.
americana Wain. 32.
amphicarpa Müll. 48.
amphisticta Kn. 55.
amplissimus Scop. 19.
Andensis Nyl. 171.
Andreana Müll. 159.
angustata Müll. 87.
angustata (Del.) 69.
angustifolia Bab. 102.
angustiloba Mnt. 63.
anthraspis (Ach.) 136.
appendiculata (Müll.) 162.
argyracea Bab. 54.
argyracea (Bory) 121.
armorica Del. 69.
aspera (Laur.) 121.
asperula Strt. 20, 77.
asticta Nyl. 1.
astictina Nyl. 151.
aurata (Sm.) 69.
aurigera (Del.) 146.
aurigera Müll. 148.
aurora DN. 70.
aurora Wain. 68.
aurulenta Krmplh. 64.

Badia (Moug.) 167.
Beauvoisii (Del.) 162.
Beccarii Krmplh. 127.
Berteroana (Mnt.) 124.
biatora DN. 178.
bicolor Tayl. 158.
Billardieri (Del.) 45.
Boliviana Nyl. 88.
Borneti Müll. 76.
Boryana (Del.) 98.
Boschiana (Mnt.) 175.
Brasiliensis Del. 164.
Brasiliensis Müll. 148.
brevior Nyl. 156.
brevipes Müll. 188.

Calithamnia (Tayl.) 183.
Camarae Müll. 111.
canaliculata Kn. 60.
canariensis (Bory). 83.
canariensis Schaer. 50.
caperata Bory. 93.
carassensis (Wain.) 15.
carpoloma (Del.) 142.
carpoloma Rich. 44.
carpolomoides Nyl. 110.
Casarettoana (DN.) 29.
cellulifera Hook. f.-Tayl. 45.
cervicornis Fw. 134.
Chiarii Jatta 162.
chloroleuca Hook.f.-Tayl. 56.
chloroleuca Tayl. 98.
ciliaris (Mnt.) 184.
ciliata (Müll.) 162.
cinchonarum Del. 162.
cinnamomea Rich. 130, 131.
cinereoglauca Tayl. 102.
clathrata Krmplh. 69.
coerulescens DN. 178.
coerulescens (Mnt.) 137.
Colensoi (Bab.) 65.
cometia (Ach.) 152.
comorensis (Krmplh.) 11.
compacta Müll. 65.
compar Nyl. 138.
complicata Fr.-fil. 38.
conjungens Müll. 56.
coralloides Müll. 180.
coriacea Hook. f.-Tayl. 39.
coriifolia Müll. 125.
coronata Müll. 67.
corrosa (Ach.) 16.
crenata Nyl. 121.
crennlata (Hook.) 27.
crocata (L.) 140.
cuprea Müll. 30.
cyathicarpa Del. 156.
cyathicarpa Nyl. 155.
cyphellulata Müll. 176.

Damaecornifolia Tuck. 158.
damaecornis (Sw.) 83.
Delisea Fée. 56.
demutabilis Krmplh. 58.
denudata Nyl. 87, 149.
denudata Tayl. 13.
deplanata Nyl. 17.
Desfontainii (Del.) 142.
dichotoma Del. 96.
dichotoma Nyl. 99.
dichotoma Krmplh. 95.
dichotoma Mnt.-v. d.B. 41, 50.
dichotomoides Nyl. 111.
dichroa Nyl. 18.
dilatata Müll. 87.
dilatata Nyl. 88, 90, 158.
diluta DN. 86.
diplomorpha Müll. 128.
discolor (Bory) 2.
dissecta Krmplh. 117.
dissecta Müll. 130, 146, 162.
dissecta (Sw.) 13.
dissectus Sw. 16.
dissimilis Nyl. 131.
dissimulata Nyl. 41.
dividens Nyl. 171.
divulsa (Tayl.) 44.
Dozyana (Mnt.-v. d. B.) 126.
Dufourii (Del.) 174.

Eckloni Sprng. 141.
elaphocera (Nyl.) 40.

elegans Deak. 174.
elongato-laciniata Tuck. 83.
endochrysa Del. 63.
endochrysa Hook. f. 165.
endochrysoides Müll. 139.
episticta Nyl. 54.
erosa Eschw. 29.
erythrocardia Müll. 118 nota.
erythroscypha Tayl. 140, 141.
esorediosa Müll. 140.
excisa (Müll.) 31.
expallida Krmplh. 45.
exsecta Nyl. 19.

Faveolata (Del.) 134.
Faxinensis Müll. 22.
Fendleri (Mnt.-Tuck.) 14.
ferax Müll. 112.
filicina (Ach.) 178.
filicinella Nyl. 182.
Filix (Hffm.) 114.
fimbriata Tayl. 173.
firmior Cromb. 172.
flabellata Mnt. 61.
flava (Müll.) 24.
flavescens (Del.) 121.
flavicans (Hook. f.-Tayl.) 65.
flavicans Müll. 83.
flavissima Müll. 81.
Flotowiana Laur. 44.
fossulata Duf. 44.
fragillima (Bab.) 130.
Freycinetii Del. 56.
fuliginosa Ach. 168.
fuliginosa (Dicks.) 172.
fulvella Tayl. 25.
fulvocinerea Mnt. 57.
fungoides Hepp 187.

Garovaglii (Schaer.) 38.
Gaudichaudii (Del.) 163.
gilva (Thunb.) 141.
glaberrima Bab. 130.
glaberrima (DN.) 5.
glaberrima (Laur.) 98.
glabra Hook. fil.-Tayl. 56.
glabrescens Müll. 56.
glaucescens Del. 69.
glaucescens Krmplh. 64.
glaucolurida Nyl. 74.
glomulifera (Lightf.) 19.
glomuligera Nyl. 84.
Godeffroyi Krmplh. 123.
gracilis Müll. 177.
granatensis. 90.
granulata Bab. 78.
granulata Mnt.-v. d. B. 125.
Guilleminii (Mnt.) 150.
Guthnickii Naeg. 12.
gyalocarpa Leight. 156.
gyalocarpa Nyl. 155.
gymnoloma Nyl. 123.
gyrosa Fw. 142.

Hallii (Tuck.) 119.
Hartmanni Müll. 35.
Henryana Müll. 106.
Heppiana Müll. 185.
herbacea Bab. 19.
herbacea (Huds.) 12.
Hesseana Meyer 123.
hirsuta (Mnt.) 149.
hirta Nyl. 155.
hirta Strt. 66.
Holstiana (Müll.) 10.
homoeophylla Nyl. 53.
Hookeri (Bab.) 132.
Humboldtii (Hook.) 153.
hypoleuca (Müll.) 1.
hypomela Del. 37.
hypomelaena Müll. 125.
hypopsila (Mnt.) 107.
hypopsiloides Nyl. 99.

Imbricatula Tayl. 63, 65.
impressa Al. Br. 50.
impressa Hook. f.-Tayl. 44.
impressa Müll. 69, 76.
impressula Müll. 133.
impressula Nyl. 161.
insculpta Stzb. 133.
insinuans Nyl. 100.
intermedia Nyl. 7.
internectens Nyl. 95.
interversans Nyl. 8.
intricata (Del.) 123.
isidiata Nyl. 121.
isidioloma Nyl. 56.
isidiophora Nyl. 121.
isidiosa Müll. 118, 121.

Jamesonii Mnt. 162.
javanica Nyl. 93.
Junghuhnii Müll. 129.

Karstenii Müll. 59.
Kunthii Del. 25.
Kunthii (Hook.) 155.

Lacera Hook. f.-Tayl. 115.
laciniata (Sw.) 87.
lacinulata Krmplh. 45.
lactucaefolia Pers. 57.
lacunosa Tayl. 29.
laetevirens Lightf. 12.
laetevirens Müll. 69.
laevigata (Krmplh.) 114.
laevis Müll. 32.
laevis (Müll.) 129.
laevis Nyl. 157.
laeviuscula Nyl. 87.
latifolia Fw. 57.
latifolia (Krmplh.). 143.
latifrons Rich. 117.
latior Cromb. 83.
latior Nyl. 161.
latissima Nyl. 178.
Lechleri Fw. 63.
Lechleri Müll. 143.
Lenormandii v. d. B. 157.
leucoblephara Müll. 162.
leucoblepharis (Tuck.-Mnt.) 158.
leucophylla Müll. 49.
leucosticta Hmp. 162.
leucosticta (Pers.) 140.
L'Herminieri (Fée) 158.
limbata Müll. 73.
limbata (Sm.) 170.
linearifolia Nyl. 98.
lineariloba Mnt.-v. d. B. 178.
lineariloba (Mnt.) 107.
linearis (Hook. f.-Tayl.) 44.
linearis Müll. 59, 87, 130.
linearis Nyl. 111.
linita Ach. 38.
livida Krmplh. 92.
lividofusca Krmplh. 102.
lobulifera Müll. 45.
longipes Müll. 181.
luridofuscescens (Krmplh.) 140.
lutescens Krmplh. 130.
lutescens (Tayl.) 164.
Lyalliana (Bab.) 98.

Macloviana Fr. 163.
macrophylla Bab. 94.
macrophylla (Bory) 167.
macrophylla Hook. 83.
macrophylla Müll. 94.
macrophylla Tayl. 83.
magellanica Fr. 169.
mallota (Tuck.) 144.
marginalis Bory 187.
marginata Müll. 23.
marginifera (Mnt.) 180.
melanocarpa Müll. 171.
membranacea Müll. 122.
Menziesii (Hook. f.) 117.
microphylla (Krmplh.) 162.
microphylla Müll. 69.
microphyllina Schaer. 12.
minor (Laur.) 152.
minor Nyl. 13.
Molkenboorii Mnt. 140.
Montagnei Bab. 77.
Mougeotiana (Del.) 146.
multifida Laur. 42.
multifida Nyl. 48.

Myioshiana Müll. 103.
myrioloba Müll. 114, 130.

Neglecta Müll. 145.
Neocaledonica Müll. 179.
nitida Tayl. 61.

Obscurior Nyl. 123.
obvoluta (Del.) 172.
obvoluta Nyl. 149.
obvoluta (Sm.) 75.
ochroleuca Bab. 117.
ochroleuca Nyl. 38.
olivacea (Wain.) 28.
orbicularis Al. Br. 187.
Oregana Tuck. 36.
Orizabana Nyl. 91.
orygmaea Ach. 67.
orygmaea Del. 65.
orygmaeoides Nyl. 65.
ornata Müll. 158.
Otwayensis Jatta 147.

Pallens Nyl. 69.
pallida (Hook.) 25.
palmata Krmplh. 117.
papillaris Del. 37.
papyracea Bab. 94.
papyrina Nyl. 168.
parvula Nyl. 115.
patagonica Müll. 78 nota.
patinifera (Tayl.) 32.
patula Del. 89.
patula Mnt.-v. d. B. 93.
pedunculata Krmplh. 116.
peltigerella Nyl. 189.
peltigera Del. 13.
pericarpa Nyl. 160.
Peruviana (Del.). 162.
phyllocarpa Meyer. 27.
physciospora Nyl. 76.
Pickeringii Tuck. 65.
pilosella Nyl. 156.
pinnatifida Bab. 65.
platyloba Müll. 6, 55.
platyloba Nyl. 6.
platyphylla Nyl. 104.
platyphylloides Nyl. 105.
plumbea Del. 97.
podocarpa Müll. 80.
poculifera Müll. 68.
prolifera Müll. 56.
prolificans Nyl. 51.
propaginea Tayl. 47, 98.
psilophylla Müll. 48.
pubescens Müll. 79.
pubescens (Pers.) 63.
pulmonacea Ach. 37.
pulmonaria (Dorst.) 37.
punctillaris (Müll.) 130.
punctulata Nyl. 50.

Quercizans Mich. 162.
quercizans (Mich.) 29.
quercifolia Tayl, 50.

Recedens Müll. 99.
retigera (Bory) 118.
Ricasolia 1.
Richardi Mnt. 44.
Richardi Mnt.-v. d. B. 41.
rigidula (Bory) 121.
rubella Hook. f.-Tayl. 71.
rubrina Strt. 72.
rufa (Willd.) 83.
rufovirescens Bab. 44.
Rutenbergii Krmplh. 82.

Sayeri Müll. 108.
Schaereri (Mnt.-v. d. B.) 3.
schizophylliza Nyl. 162.
Schnyderi Müll. 165.
sclerophylla Nyl. 142.
scrobiculata Müll. 96.
scrobiculata Nyl. 17.
scrobiculata (Scop.) 120.
Seemanni Bab. 113.
Shirleyana Müll. 109.
sinuosa (Pers.) 83.
sorediantha Müll. 172.
sorediifera (Del.) 121.
speirocarpa Nyl. 168.
stauromatica Krmplh. 56.
stenoloba Nyl. 178.
stenophylla Müll. 43.
stenospora Nyl. 29.
Sticta 36.
stictaeformis Schaer. 3.
Stictina 118.
straminea Fée. 13.
strictula (Del.) 166.
subargyracea Nyl. 123.
subcaperata Nyl. 94.
subcoriacea Nyl. 60.
subcorrosa Nyl. 9.
subcyphellata Nyl. 44.
subdamaecornis Müll. 87.
subdiluta Nyl. 83.
subdissecta Nyl. 17.
subfaveolata Nyl. 135.
subflavida Bab. 123.
subherbacea Nyl. 32.
sublaevis (Müll.) 132.
sublaevis Nyl. 32.
sublutescens Nyl. 130, 158.
suborbicularis Müll. 186.
subpunctulata (Nyl.) 129.
subscrobiculata Nyl. 83.
subsinuosa Nyl. 85.
subvariabilis Nyl. 46.
sulfurea Schaer. 41, 50.
sylvatica (L.) 173.

Tenuis Müll. 56.
tenuis (Wain.) 26.
Thouarsii (Del.) 123.
tomentella Nyl. 152, 153.
tomentosa (Sw.) 158.
trichophora (Müll.) 87, 162.
tristis Müll. 33.

Umbilicariaeformis (Hchst.) 170.
Urvillei Del. 65.

Vaccina Mnt. 62.
Valdiviana Nyl. 52.
variabilis (Bory) 98.
verrucosus Huds. 120.
Volkensii Müll. 73.

Weigelii (Isert) 161.
Willdenowii (Del.) 172.
Wrightii Tuck. 101.

Xantholoma (Del.) 146.
xantosticta Pers. 164.
xanthotropa (Krmplh.) 162.

Yatabeana (Müll.) 34.

Zeyheri DN. 141.

Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen.

Von

M. Raciborski.

Die Geschlechtsorgane der Blüthenpflanzen sind während der Entwickelung gegen ungünstige äussere Einflüsse durch Blattorgane, durch Achsenbildungen, durch Haare, Emergenzen und deren Ausscheidungen geschützt. Solche Schutzvorrichtungen sind ganz allgemein verbreitet, und es ist mir keine Blüthenpflanze bekannt, welche solche vollständig entbehrt. Die sogenannten nackten Blüthen gehören keineswegs zu den weniger geschützten, nur wird bei ihnen der Schutz nicht durch die Blüthehülle im engeren Sinne, sondern durch andere Organe, z. B. Haare und Blätter bei Typha, Spatha bei den Araceen, bewirkt. Auch sind diese Schutzvorrichtungen keineswegs auf die Angiospermen beschränkt. Wir finden sie überall bei den Gymnospermen, bei den Sporophyllen der Pteridophyten, bei den Blüthen der Bryophyten.

Nur einen Theil der adversen Anpassungen der Blüthenknospen werde ich im Folgenden besprechen, nämlich die morphologischen. Die nicht minder interessanten Anpassungen des Plasma und plasmatischer Organe habe ich unberücksichtigt gelassen. Je nach den biologischen Lebenseigenthümlichkeiten der Pflanze finden wir verschiedene Schutzvorrichtungen, andere bei Xerophyten, andere bei Wasserpflanzen, bei Pflanzen der Tropen und denen der Alpen. Und wieder bei Pflanzen derselben biologischen Formation, die verschiedenen systematischen Gruppen angehören, sind die Schutzeinrichtungen verschieden.

Auf die jungen, meristematischen Primordien der Geschlechtsorgane wirkt in erster Linie die Austrocknung schädlich, event. tödtlich, und wir finden überall Vorrichtungen, um dieselbe zu verhindern. Ebenso schädlich wie die trockene Luft scheint auf die meristematischen Theile der Wasserpflanzen das fortdauernde Abspülen durch das Wasser zu wirken. Auch gegen Thierfrass sind die Blüthen-

knospen geschützt. Obwohl die Anpassungen gegen diese schädlichen Einwirkungen sehr verschieden sind, so ist doch ein gemeinsamer Zug in allen zu finden. Die jungen Geschlechtsorgane sind nämlich auf verschiedene Weise von aussen geschlossen. Eine gut geschlossene Blüthenknospe schützt natürlich die inneren Organe der Blüthe ebenso gegen zu starke Transpiration, gegen ausspülende Thätigkeit des Wassers (bei Wasserpflanzen), wie gegen Eindringen kleinerer Thiere. Der Verschluss der Blüthenknospen wird bedingt durch verschiedene Organe, durch Blätter, und zwar Laub-, Deck-, Vor-, Kelch- und Kronblätter, durch Achse, durch Trichome und Emergenzen, sowie durch Ausscheidungen der Drüsen. Der Verschluss wird vielfach durch besondere Einrichtungen verstärkt, von welchen an der ersten Stelle die Nahtbildungen zu setzen sind. Die schützenden Organe sind ihrerseits angepasst an die Lebensweise der Pflanzen, um nur die starken Cuticularbildungen, Anhäufungen des Schleimes in den Schleimzellen bei vielen Xerophyten, oder Luftreservoire bei manchen Wasserpflanzen zu erwähnen. Für die mechanische Festigkeit der Knospen sorgen die sklerenchymatischen Zellen, dicke Cuticula, manchmal Collenchym. Die älteren grösseren Knospen zeigen vielfach besondere Einrichtungen gegen Thierfrass, z. B. Anhäufungen der Gerbstoffe, des Kalkoxalats oder der Kieselsäure, Anwesenheit von Stacheln u. s. w. Diese und andere Vorrichtungen kommen vielfach neben einander und bedingen so die grosse Mannigfaltigkeit im Baue der Blüthenhülle der Blüthenknospen, welche jedem Morphologen bekannt ist, die jedoch von dem biologischen Standpunkte betrachtet in neuem Lichte erscheint.

Nicht immer ist es möglich, nur die Vorrichtungen, welche allein die Blüthenknospen schützen, zu berücksichtigen. Bei vielen Pflanzen schützen die Bracteen, Kelch oder Kroneblätter nicht nur die Blüthenknospen, sondern bleiben nach der Befruchtung als Schutzvorrichtungen der Früchte stehen, oder dienen zur Blüthenzeit als Schauapparat der Pflanze. Andererseits dienen vielfach die schützenden Vorrichtungen der Vegetationsspitzen oder Blattknospen zugleich als Schutz der jungen Blüthenanlagen.

Noch einige Worte über die Methode der Untersuchung will ich zufügen. Da wo es sich um genaue Ermittelung der Verschlussvorrichtungen der Blüthenknospen handelt, liefern uns die Handschnitte nur selten brauchbare Resultate, häufig führen sie uns irre. Durch Mikrotomschnitte kann man solche Uebelstände vollständig vermeiden. Es ist merkwürdig, wie wenig Nutzen die Systematik der Phanero-

gamen von der Mikrotomtechnik gezogen hat, die hier wenigstens ebenso grosse Dienste, wie auf anderen Gebieten der mikroskopischen Forschung leisten kann. Das Herbarmaterial eignet sich zum Mikrotomschneiden mehr, als man glaube möchte. Ich verfahre in dieser Hinsicht folgendermassen. Die trockenen Herbarobjecte werden einige Stunden im Alkohol, später 2—3 Stunden in Wasser, dann etwa 24 Stunden in 50 proc. Ammoniak bei einer Temperatur von etwa 40° gehalten, wo sie vielfach vollständig aufquellen und in den meisten Fällen brauchbar geworden sind. Nach dem Auswaschen des Ammoniaks durch Wasser und später durch Alkohol und Toluol folgt Einbettung in Paraffin. Ankleben der Präparate bewirke ich jetzt nur durch Klebeeiweiss (Eisweiss zum Schaum geschlagen, filtrirt und zur Hälfte mit Glycerin verdünnt). Wenn die Präparate sich falten, so übertrage ich sie auf einen mit äusserst dünner Eiweissschicht und etwas Wasser überzogenen Objectträger und lasse das Wasser bei 40—45° austrocknen, wobei die Präparate sich vollständig ausbreiten. Den Faltungen kann man noch auf andere Weise vorbeugen, die ich besonders gerne beim Schneiden sehr brüchiger, an Sklerenchym reicher, oder schlecht eingebetteter Objecte benütze, nämlich durch Bestreichen des Paraffinklotzes vor jedem Schnitt mit einer dünnen Schicht leichtflüssigen Paraffins. Mit Hilfe eines solchen Verfahrens kann man an einer Knospe des häufig so dürftigen Herbarmaterials sich über den Bau derselben genau orientiren und ist man dabei sicher, die Unrichtigkeiten in der Lage oder Deckung der Organe zu vermeiden. An den richtig behandelten Blüthenknospen eines sehr alten Herbarmateriales kann man noch vielfach die Lage der Tapetenzellen oder der Embryosackanlage, die Zellkerne der Pollenkörner sehen.

Im Verlaufe dieser Untersuchungen wurde ich von verschiedener Seite reichlich mit Material versorgt. Besonders dankbar bin ich dem Herrn Prof. Dr. Goebel für die Ueberlassung seiner sehr reichen Tropenmaterialien sowie der Pflanzen des Münchener botanischen Gartens. Herr Prof. Radlkofer und Herr Kustos Dr. Solereder unterstützten meine Untersuchungen durch trockenes Material des Münchener Herbars. Viele Pflanzen verdanke ich der Freundlichkeit der Herren Prof. Dr. Carúcl in Florenz, Prof. Dr. Juranyi in Budapest, Prof. Dr. Magnus in Berlin, Prof. Dr. M. Cornu und Dr. G. Poirault in Paris, Prof. Dr. Schröter und Prof. Dr. Schinz in Zürich, Dr. v. Tubeuf in München. Allen spreche ich meinen verbindlichen Dank aus.

Die Verschlussvorrichtungen der Blüthenknospen.

Nur in verhältnissmässig wenigen Fällen sind die Knospen der Blüthen von einer geschlossenen Calyptra umgeben, die bei dem Aufblühen zersprengt oder abgeworfen wird. In den meisten Fällen sind die Hüllblätter der Blüthenknospe ganz oder theilweise frei, und der feste Verschluss solcher durch mehrere freie Blattorgane gedeckter Blüthenknospen kann auf sehr verschiedene Weisen erfolgen (Fig. 1 et sg.) Im Allgemeinen können wir zwei Formen der Aestivation unterscheiden, die klappige, wo die Blätter mit den Rändern an einander stossen, und die deckende, imbricate Aestivation mit allen ihren Formen, wo die Ränder der Blätter übereinander greifen. Schon durch festes

Fig. 1.
Blumenbachia Hieronymi Urb. Querschnitt einer Blüthenknospe. Die Gruppen der Staubbläter sind von den kapuzenartig ausgebildeten Kronblättern eingehüllt.

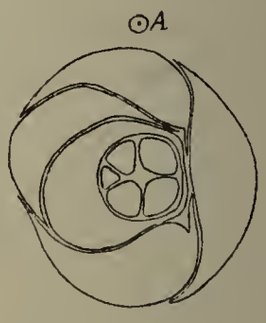


Fig. 2.
Jacquinia aurantiaca Dryander. Querschnitt einer jungen Blüthenknospe, zeigt die bedeutende Dicke der Kelchblätter. Innen die 5 Kronblätter.

Aneinanderlegen der sich deckenden Blatttheile können die Knospen bei imbricater Lage verschlossen werden (Fig. 2), besonders wenn die deckenden Flächen ganz glatt und sehr breit sind, wie das z. B. bei so vielen Pflanzen mit gedrehter Lage der Blüthenhülle der Fall ist.

Doch kann der Verschluss der Blüthenknospe noch auf andere Weisen verstärkt oder hergestellt werden.

Die männlichen Blüthen der Carica gracilis Reg. haben dicke gedrehte Kronlappen. Diese schmiegen sich fest aneinander an, ihre Cuticula ist sehr fein gerippt und da die Rippen des deckenden Kronblattes in die Furchen des gedeckten fallen, so ist durch diese Cuticularververzahnung der Verschluss dichter gemacht. Er wird jedoch auf noch andere Weise verstärkt, wie das deutlich die beigegebene Abbildung eines Querschnittes demonstrirt. Auf der Dorsal-

seite jedes Kronlappen zieht sich über der Mittellinie desselben eine Reihe von unregelmässigen Leisten. Die am weitesten nach rechts stehende ist gewöhnlich die stärkste; zwischen ihr und der Oberfläche des Petalum ist eine Furche gebildet, in welche der Rand des nächsten nach links gedrehten Petalum fest eingekeilt ist (Fig. 3). Dieselbe Vorrichtung haben die Knospen einer Asclepiadeae Trichostelma Koerberi Fournier; aber noch bei vielen anderen Pflanzen sind die Ränder zweier Hüllblätter in eine Furche des nebenstehenden Blattes eingekeilt, z. B. bei manchen Orchideen (Sobralia macrantha, Coelogyne fuliginosa, Phalaenopsis, Physosiphon Loddigesii), bei mehrerern Mimusopsarten (Sapotaceae) etc.

Aehnlich verhalten sich viele solche Liliaceen, deren Knospen durch die Deckblätter ungenügend geschützt sind. Bei Smilax bona nox L. sind die Knospen durch sechs Perigonblätter eingehüllt, von

Fig. 3.
Carica gracilis Regel. Querschnitt einer männlichen Blüthenknospe, den Verschluss der Kronblätter zeigend.

Fig. 4.
Lilium Martagon. Querschnitt einer Blüthenknospe oberhalb der Antheren.

welchen nur die drei äusseren bis zum Scheitel reichen und da mit Hilfe einer Zellennath ein festes Gewölbe bilden. In der mittleren Zone sind in die Zwischenräume zwischen den drei äusseren Perigonblätter die inneren eingeschaltet. Die letzten tragen an der Dorsalseite eine hohe Leiste und in die beiderseits derselben liegenden Furchen passen genau die Ränder der äusseren Blätter. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt Lilium Martagon (Fig. 4) und manche Aloe und Gasteriaarten.

Eine äusserst häufige Erscheinung ist die Deckung der Blüthenknospen durch Haare, welche als Schutzmittel gegen zu starke Transspiration functioniren. In dem speciellen Theile habe ich zahl-

reiche solche Fälle erwähnt, hier möchte nur auf einige hinweisen. Am häufigsten sind mit den Haaren die äusseren Flächen der Blüthenhülle bedeckt, viel seltener nur die inneren. So z. B. bei den grossen Blüthenknospen der Cobaea scandens sind die fünf valvaten grünen Kelchblätter sehr bedeutend revolutiv, so dass die Knospen mit breiten grünen Flügeln erscheinen. Am Querschnitt sieht man, dass jeder Flügel aus zwei an einander anliegenden Rändern der Sepala besteht, die durch dichte geschlängelte Haare mit einander verbunden sind. Nicht selten sind die Blüthenhüllblätter beiderseits mit dichtem Haarfilz bedeckt, die bei imbricater Deckung wie zwei Pelze an einander angedrückt sind. So besonders bei vielen Bombaceen. Bei Phoenocoma prolifera, wo die Blätter (cfr. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II p. 33) mit einem aus lufthaltigen Haaren bestehenden Pseudoparenchym bedeckt sind, sind auch die äusseren Hüllblätter des Blüthenköpfchens mit ebensolchem bedeckt. Noch mehr interessant sind jedoch die aus wasserhaltigen Haaren gebildeten Pseudoparenchyme, welche durch den Schleim verklebt die jungen Blüthenknospen und Stammspitzen bei manchen Rubiaceen bedecken, z. B. bei Cephaelis sp., Myrmecodia und Hydnophytumarten. Interessant ist auch die Weise, wie durch die Sternschuppen, welche dachig über einander greifen, die Blüthenknospen bei vielen Euphorbiaceen, Durioneen, Elaeagnaceen gepanzert sind. Bei manchen Elaeagnusarten (Fig. 5), die vierkantige männliche Blüthenknospen haben (z. B. E. rigida Bl., E. floribunda), sind die vier Perigonblätter an den Kanten der Knospe durch eine Zellennaht verzahnt. Die Sternschuppen, welche näher der Mitte der Perigonblätter stehen, sind flach und decken dieselben vollständig, die mehr randständigen biegen sich über der Naht, die auf jeder Kante verläuft, den Verschluss verstärkend. Aehnlich sonnenschirmartig bedecken die Sternschuppen die winzig kleine apicale, punktförmige Oeffnung der Calyptra des Durio zibethinus.

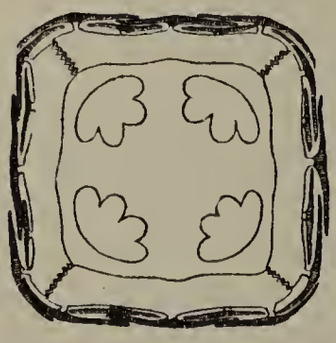


Fig. 5.
Eleagnus rigida Bl. Querschnitt einer männlichen Blüthe. DieSternschuppen biegen sich über den Nahtverzahnungen der Perigonblätter um.

Von dem Haarverschluss haben wir alle Uebergänge zu den Nahtverbindungen. Neben den Calyptraverbindungen muss man den Nahtverschluss für das beste und dabei am wenigsten Materialaufwand erfordernde Verschlussmittel der Knospen betrachten. Während jedoch eine echte Calyptra bei der Oeffnung der Blüthe zerreisst oder (viel häufiger) abgeworfen wird,

öffnet sich eine durch Naht verschlossene Knospe (mit sehr wenigen Ausnahmen, z. B. Vitis etc.) ohne Verlust der Hüllblätter, die während der Blüthezeit andere biologische Functionen ausüben können.

Man kann verschiedene Formen der Nahtverbindungen bei den Pflanzen unterscheiden. Entweder wachsen die im Contact stehenden Epidermzellen benachbarter Blätter zahnartig zwischen einander, eine Zellennaht bildend. Oder die Blattorgane sind nur durch Cuticularrippen und Zapfen verzahnt, dann reden wir von einer Cuticularnaht (Fig. 6). Besonders starken Verschluss finden wir bei den Pflanzen, wo die beiden Verzahnungsarten neben einander vorkommen, wie z. B. bei den Rhizophoreen, wo an den spitzen Epidermpapillen noch tiefeingreifende Cuticularzapfen und Rippen vorhanden sind. Die Nahtverbindungen sind in den Pflanzen, besonders in den Blüthen, sehr häufig zu finden; für die klappigen Blumenblätter sind sie fast typisch. In dem reichen Materiale, welches ich untersucht habe, waren nur wenig Arten mit valvaten Perigonblättern ohne Nahtbildungen zu finden. So z. B. Epidendron variegatum (Fig. 7), wo die drei äusseren Perigonblätter mit breiter, ganz glatter Fläche eng an einander anliegen, und verschiedene Columnifereen (Büttneria und Ayenia besitzen jedoch eine Zellennaht) mit valvaten Kelchblättern, die durch gekreuzte Haare verschlossen sind. Besonders instructive Fälle von Zellennahtverbindungen finden wir bei den Kelchen der Onagrarieen (Fig. 8), Rhizophoreaen, Perigonblättern der Proteaceen, valvaten Kronblättern der Rubiaceen, Compositeen, Asclepiadeen (Ceropegia, Stapelia), Loganiaceen (Gardneria), Campanulaceen, Vaccinieen, Olacineen,

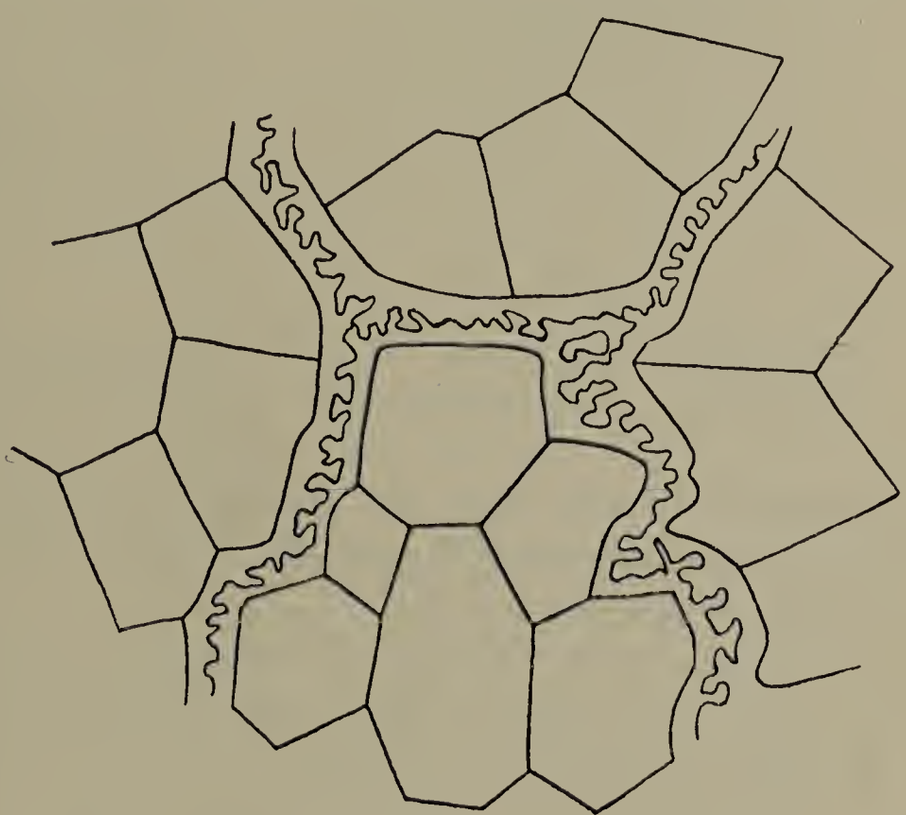


Fig. 6.
Hedera Helix. Querschnitt durch die Spitze der Blüthenknospe; eine Cuticularnaht.

Elaeagnaceen, Loranthaceen, Cornaceen, Umbellifereen, Burseraceen, Meliaceen (Guarea) und sehr vielen anderen Familien. Bei den Zapfen der Gymnospermen hat C. v. Tubeuf die Nahtbildungen schon vor drei Jahren genau geschildert (Beitrag zur Morphologie etc. des Samenflügels 1892).

Die Nahtverbindungen der Blüthenhüllblätter erinnern morphologisch an die Nahtverbindungen der Osteologie. Durch Druck von aussen wird die Nahtverbindung immer verstärkt, durch von innen

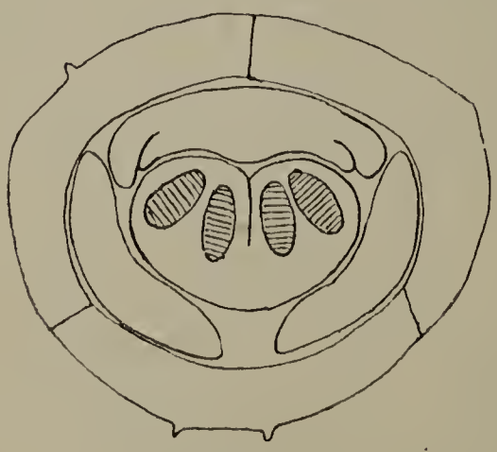


Fig. 7.
Epidendron variegatum Hook. Querschnitt einer Blüthenknospe.

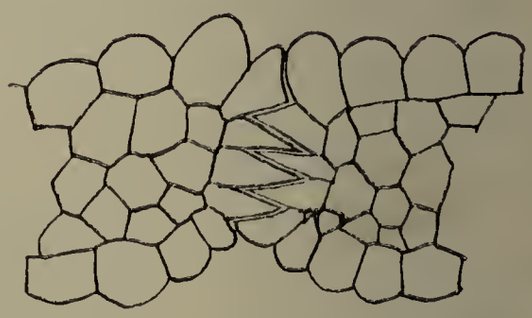


Fig. 8.
Boisduvallia concinna Spach. Der Zellennahtverschluss der Kelchblätter.

ausgeübten Druck wird die geschlossene Knospe geöffnet, ähnlich wie durch ebensolchen Druck ein Schädel in die einzelnen Bestandtheile zerlegt werden kann.

Manchmal ist jedoch die Verzahnung so stark, dass der Druck von innen die Nahtverbindung nicht mehr loslösen kann, die Hülle wird dann verschlossen bleiben, wie bei den kleistogamen Blüthen der Myrmecodia oder sogar abgerissen und abgeworfen. So z. B. bei den Vitisarten. Bei Vitis biegen die fünf Kronblätter ihre Spitzen in sehr jungen Stadien nach innen bis zur Berührung der noch im Entstehen begriffenen Carpelle ein. Die Petala sind durch eine starke Zellennaht verbunden, ausserdem kommen noch Cuticularrippen als Verstärkung der Verzahnung dazu. Bei der Blüthenreife lösen sich die einzelnen Kronblätter nicht mehr von einander ab, aber werden an der Basis abgerissen und abgeworfen. Eine deutlich ausgeprägte Trennungsschicht ist nicht vorhanden, doch ist die Abreisszone sehr dünn, bei V. anthriscifolia sieben Mal dünner als die Scheiteldicke der Kroncalyptra.

Aehnliche, starke Verzahnungen verursachen auch bei anderen Pflanzen das Festhalten der einzelnen Blumenblätter oder ihrer Theile an den reifen Blüthen an einander, z. B. an dem Röhrentheile der

Blüthenkrone der Phyteuma comosum oder an der Spitze des Perigons bei Garrya elliptica.

Verschieden davon sind die den nachträglichen Verwachsungen der gepropften Pflanzen ähnlichen Vorkommnisse, wo eine Cuticula an den sich berührenden verzahnten Stellen der Blumenblätter sich nicht entwickelt, und die Blätter so fest mit einander verwachsen, dass die Grenze einzelner Organe in erwachsenen Stadien nicht mehr erkennbar ist. Hier gehören z. B. die Verwachsungen der Spitzen der Kronenblätter der Adlumia und der verwandten Fumariaceen, sowie die einiger Ceropegiaarten. Die Entwickelungsgeschichte zeigt in diesen Fällen deutlich den Sachverhalt und den Gang der Verwachsung; die Fälle wie die von Reiche bei manchen Lobelia-Arten beschriebenen, wo die Cuticula nur an gewissen Strecken nicht ausgebildet wird, bilden den Uebergang zu den gewöhnlichen Zellennahtverbindungen. Viel häufiger als bei den Blüthenhüllblättern kommen solche innige Verwachsungen bei den Carpellen, und zwar auf sehr verschiedene Weise zu Stande, ebenso im Griffel wie in den Ovarhöhlen vor.

Die nachträglichen Verwachsungen der frei angelegten Organe haben nichts Gemeinsames mit der durch intercallares Wachsthum bedingten Verwachsung, und obwohl die beiden Fälle in den Endstadien vielfach einander sehr ähnlich sind, so zeigt doch immer die Entwickelungsgeschichte, dass es sich um zwei grundverschiedene Vorgänge handelt. Man darf also der Meinung Schumann's (Pringsheim's Jahrbücher XVIII p. 168) nicht beistimmen, welcher meint: „Wer die Neigung hat, phylogenetisch die Abstammung der gamophyllen Blüthencyclen abzuleiten, der wird in den noch heut sich vollziehenden nicht seltenen Verschmelzungen ursprünglich freier Cyclenglieder zahlreiche Analoga finden können".

Die echte Gamophylie, also durch ein intercalares Wachsthum bedingte sog. congenitale Verwachsung, kommt in verschieden hohem Grade ausgebildet in verschiedenen Cyclen der Blüthenhülle vor. Auf diese Vorkommnisse brauche ich hier nicht näher einzugehen, da die Sache in jedem Lehrbuche der Morphologie und in der systematischen Litteratur zur Genüge besprochen ist, obwohl nur wenig von dem biologischen Standpunkte des Knospenschutzes. Mehr interessant sind die Calyptrabildungen, die in keine freien Blattlappen an der Spitze auslaufen und die Blüthenknospe vollständig umhüllen. Die Calyptren der Blüthen haben einen verschiedenen morphologischen Werth. Bald entsprechen sie den Brakteen, z. B. bei Aetoxicon, Durio, Eupomatia etc., am häufigsten dem Kelche, z. B. bei vielen Bigno-

niaceen, Melastomaceen, Capparideen, Elscholtzia und sehr vielen anderen Pflanzen, seltener den Kronblättern, wie z. B. bei den Marggravien und solchen Eucalyptusarten, die sowohl eine Kelch- wie Kroncalyptra besitzen. Da solche calyptraartige Mützen durch das Wachsthum eines ringförmigen Wulstes entstehen, so müssen sie immer eine kleine Öffnung aufweisen. Dieselbe ist fast immer apical, bei der Euphorbiaceae Pera jedoch seitenständig. Diese Oeffnung wird auf verschiedene Weise verschlossen. Entweder durch das Aneinanderwachsen der Ränder derselben, oder durch einen mehr oder weniger dichten Haarstöpsel. Im ersten Falle wird der Verschluss durch Bildung einer der „Treufelspitze“ ähnlich ausgezogenen Calyptraspitze verstärkt, z. B. bei der Myriaspora und manchen Bignoniaceen.

Eine äusserst verbreitete, besonders für manche Familien typische Schutzvorrichtung der Blüthenknospen ist das Ueberziehen derselben mit schleimigen Massen. Sehr verbreitet ist diese Erscheinung bei den Wasserpflanzen, aber auch sehr zahlreiche Landpflanzen, speciell Pflanzen der Tropen, zeigen dieselbe Schutzeinrichtung, so z. B. habe ich dieselbe gesehen bei Arten der Rhizophoreen, Lecythideen, Clusiaceen, Rubiaceen, Scrophularineen, Apocyneen, Loganiaceen, Asclepiadeen, Euphorbiaceen etc. Die Organe der Schleimabsonderung sind sehr verschieden. Bei Pachystroma scheiden denselben die Epidermiszellen der Perigonhülle in Gestalt von kleinen Tröpfchen, ähnlich wie es in den Intercellularräumen der Nymphaeaceen und vieler anderer Pflanzen zu sehen ist. Bei den Nymphaeaceen und Calombeen sind es specielle Schleimhaare, die die jungen Blüthenknospen vollständig umhüllen, bei den meisten Pflanzen jedoch sind es grosse Drüsen, an welchen aussen ein secernirendes Drüsenepithel, innen ein kleinzelliges Innengewebe (analog der Tunica propria der thierischen Histologie) zu sehen ist. Ich habe im Folgenden für diese Drüsenemergenzen den Hanstein'schen Namen Colleteren (in etwas engerem morphologischen Sinne) gebraucht. Zwischen solchen Colleteren und den einfachen Schleimhaaren sind jedoch, wie aus den Untersuchungen Hanstein's und Schilling's zu sehen ist, alle Zwischenstufen vorhanden.

Die Colleteren stellen sehr hoch organisirte pflanzliche Schleimdrüsen dar. Nach der Beschaffenheit des secernirenden Epithels sind bei ihnen zwei Gruppen zu unterscheiden: erstens die Colleteren mit einer Schicht von Cylinderepithelzellen und zweitens solche mit mehrschichtigem Drüsenepithel. Die letzten habe ich nur bei Garcinia angetroffen, wo die Epidermzellen durch Zelltheilungen ein

mehrschichtiges Gewebe bilden (Fig. 9). Die Drüsenzellen sind mit dichtem Plasma erfüllt und mit grossen Zellkernen versehen. Die Colleteren mit Cylinderepithel sind dagegen sehr verbreitet; als Typus kann die Hanstein'sche Abbildung von Coffea arabica (Bot. Zeit. 1868) dienen. Sie variiren sehr in der Gestalt und Länge, sowie in der Gestalt der Epithelzellen. Besonders unregelmässig gebaut, breit und dick sind sie bei Rhizophora, wo auch die Epithelzellen ihre grösste Länge erreichen. Bei vielen Onagrarieen, Asclepiadeen, Apocyneen, Couroupita sind die Colleteren sehr lang, aber schmal, gewöhnlich allseitig mit Drüsenepithel bedeckt oder (bei Allamanda cathartica L.) im unteren Theile nur an der Innenseite secernirend. Die Colleteren mit cylindrischem Epithel erinnern im Baue desselben sehr stark an manche thierische Schleimdrüsen und zwar an die schleimabsondernden Epithelien der Magenoberfläche, sowie an die Epithelien der Halstheile der Pylorusdrüsen. Die Aehnlichkeit beruht nicht nur in der Gestalt der Zellen, sondern auch in der basalen Lagerung der Zellkerne und dem Bau des Plasma; die Differenz liegt in Anwesenheit der Cellulosemembran bei den pflanzlichen Drüsen.

Fig. 9.
Garcinia Xanthochymus Hook. fil. Die schleimabsondernden Colleteren.

Eine andere Schutzvorrichtung der Blüthenknospen stellt uns der berühmte, von Treub ausführlich beschriebene Fall der Flüssigkeitansammlung in der Kelchcalyptra der Bignoniaceae Spathodea campanulata vor. Die Flüssigkeit wird hier offenbar durch die niedrigen köpfigen Schilddrüsen, welche die Innenseite des Kelches bedecken, secernirt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass solche Flüssigkeitsansammlungen auch bei anderen Gattungen vorkommen, besonders bei den unten näher beschriebenen Bignoniaceen und Melastomaceen. Den wahren Sachverhalt kann man jedoch nur an lebendem Material, welches mir nicht zu Gebote stand, entscheiden. Deswegen bleibt mir auch die biologische Bedeutung der sonderbaren Schüsseldrüsen,

welche an der ausgezogenen Spitze der Kelchcalyptra einer Dolichandroneart vorhanden sind, und vielleicht mit Myrmekophilie in Beziehung stehen, unbekannt.

Specieller Theil.

Von dem verhältnissmässig reichen untersuchten Materiale habe ich der Kürze halber im Folgenden nur die mehr interessanten Fälle berücksichtigt. Mit der Gruppirung und Anordnung des Materials waren manche Schwierigkeiten verbunden, und da die systematische Eintheilung, sowie auch die morphologische, mir nicht entsprechend erschien, so habe mich für eine — zwar nicht ganz streng durchgeführte — nach biologischen Gruppen entschieden. Auch diese hat ihre Schattenseiten. Hier möchte ich noch auf eine Thatsache hinweisen, welche bei meinen diesbezüglichen Untersuchungen in fast ermüdender Wiederholung beständig klar in Vordergrund der Betrachtung kam, hinweisen. Nicht nur an den ausgebildeten Blüthen sollen wir die Anpassungen an ihre Functionen bewundern, an jeder Entwickelungsstufe treten uns Anpassungen und Schutzvorrichtungen entgegen. Von den ersten Primordien angefangen haben wir mit wechselnden Anpassungen zu thun, und die Phasen der Entwickelung kann man biologisch als Ergebnisse eines Compromisses zwischen den augenblicklich thätigen Anpassungen und den erst später im Verlaufe der Entwickelung zur Geltung kommenden betrachten. Auch die Entwickelungsgeschichte fordert eine biologische Betrachtung.

Die Pflanzen der trockenen Standorte.

Die bei vielen Arten grossen Blüthenknospen der Eucalypten, welche, ohne durch die Laubblätter oder Hochblätter geschützt zu werden, an den stark insolirten Gipfeln hoher Bäume, z. Th. in recht trockenen Gegenden vorkommen, erwecken unser besonderes Interesse wegen ihrer Schutzvorrichtungen zur Verminderung der Transspiration. Die Rolle der eigentlichen Schutzorgane haben hier die Kron- und Kelchblätter übernommen. Diese sind von aussen mit einem dicken Wachsüberzug bedeckt und zeichnen sich durch enormen Reichthum an Oellücken aus. In Betreff des Baues der schützenden Kron- und Kelchhülle kann man unter den sehr zahlreichen Arten drei Gruppen unterscheiden.

Bei sehr vielen Arten ist Krone und Kelch vorhanden, beide als Calyptra entwickelt. Die Kroncalyptra ist in die Kelchcalyptra

eingeschachtelt. Die Gipfelöffnung der Calyptra ist immer durch Anschmiegen der dick cuticularisirten Epidermzellen ganz verschlossen. Die äussere Mütze, also der Kelch, wird in den meisten Fällen sehr früh abgeworfen und die Knospen sind in späteren Stadien nur durch die Kroncalyptra geschützt. Nur bei wenigen Arten bleibt die Kelchmütze länger erhalten, so z. B. bei den von Bentham (Fl. austr.) citirten E. platyphylla, E. eximia, E. variegata, zu welchen ich noch Eu. incrassata Labill. und E. largiflorus F. v. M. hinzufügen kann. Die meisten systematischen Werke, z. B. Bentham et Hooker, Genera plantarum, Niedenzu in Natürliche Pflanzenfamilien, sind in dieser Hinsicht fehlerhaft, was um so mehr merkwürdig erscheint, als schon Payer die Entwickelungsgeschichte des E. cordata, welche diese Verhältnisse deutlich genug zeigt, beschrieben hat (Fig. 10, 11).

Die äussere Calyptra wird bei den meisten Arten sehr früh abgeworfen und die ringförmige Wunde durch eine Korkbildung vernarbt. Solche vernarbte Abbruchstellen der Kelchcalyptra habe ich bei E. Globulus, longifolius, rostrata Sieb., corynocalyx F. v. Mitt. gesehen.

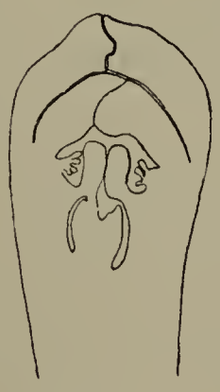


Fig. 10.

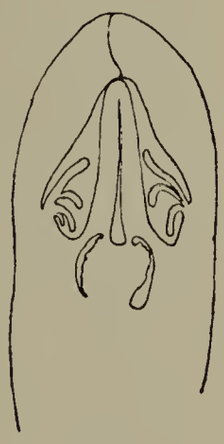


Fig. 11.

Eucalyptus largiflorus F. v. Müll. (Fig. 10). Eucalyptus diversifolius Lk. (Fig. 11). Längsschnitte durch junge Blüthenknospen. Bei E. largiflorus ist die Kelch- und Kroncalyptra, bei E. diversifolia nur eine Calyptra vorhanden.

Zu einer anderen Gruppe muss man diejenigen Eucalyptusarten rechnen, an welchen die Kelchcalyptra nicht ausgebildet wird und der Schutz der Blüthe ausschliesslich durch die Kronenmütze bewirkt wird. So z. B. zeigen die kaum 1 mm langen Blüthenknospen von Euc. diversifolia Lk. im Längsschnitt ein Bild, welches die beigefügte Figur 11 wiedergibt. Die sehr dicke Kronenhaube übernimmt allein die Rolle des Knospenschutzes. Aehnlich scheinen sich auch Eu. obliquus L'Herit., E. acmenioides Schauer, E. gracilis F. v. M., E. Gunni Hook. zu verhalten, von welchen ich jedoch nur ältere Knospen untersuchen konnte. An diesen war vom Kelch keine Spur zu finden, auch keine Narbe oder Abbruchstelle desselben; dicke Cuticula überzieht ganz gleichmässig den Fruchtknoten und geht ohne Unterbrechung auf die Kronenmütze über.

Eine andere Gruppe bilden vielleicht jene Eucalyptusarten, bei

welchen nach den Beschreibungen freie Kelchblätter vorhanden sind, z. B. E. tetragonus u. a. Ich konnte leider keine derselben näher untersuchen.

Die Calyptra der Eucalypten kann als Muster eines gut schützenden Organes gelten. Aussen ist diesselbe von einer dicken, bei einigen Arten sehr dicken, Cuticula überzogen. Innen sind zahlreiche sehr grosse Oellücken vorhanden, welche die mechanische Festigkeit derselben herabsetzen. Dieselbe ist jedoch durch sclerenchymatische, dickwandige, zum Theil verzweigte Zellen erhöht, die bei einigen Arten den grössten Theil des Calyptragewebes ausmachen. Die Dicke der Calyptra ist immer am grössten an der Spitze oder unmittelbar unterhalb der Spitze, verengert sich gegen die Basis, wo die Abbruchstelle am dünnsten ist. Die apicale Schliessung der Calyptra wird durch festes Aneinanderliegen der beiderseitigen Epidermen hergestellt, manchmal wird sie noch wirksamer gemacht durch ein Uebereinandergreifen eines Randes über den anderen. Bei den Arten mit dünnwandiger Abbruchstelle ist keine deutliche Trennungsschicht ausgebildet; sehr schön ist dieselbe bei den Arten mit dickerer Basis der Calyptra, z. B. bei E. Globulus, E. longifolius entwickelt. Bei diesen Arten zieht sich von der Ansatzstelle der Staubblätter bogig nach unten eine mehrschichtige Trennungszone, deren flache, dünnwandige Zellen lückenlos mit einander verbunden sind und noch vor dem Abwerfen der Calyptra verkorken. Die Hauptrolle bei der Abtrennung der Calyptra scheint hier die Vertrocknung der Mütze zu spielen, welche infolge der Verkorkung der Trennungszellen bedingt wird. In dem Maasse wie die Verkorkung von aussen nach innen fortschreitet, hebt sich der Aussenrand der Calyptra nach oben, während der Innenrand noch festhält. Erst später wird auch er losgelöst. Die Staubblätter scheinen bei dem Abwerfen der Calyptra keine Rolle zu spielen, wahrscheinlich ist jedoch der Griffel thätig, der wie ein Finger im Handschuh in einer apicalen Höhlung der Calyptra verborgen ist.

Manche interessante Vorrichtungen finden wir auch bei anderen, an trockene Standorte angepassten leptospermen Myrtaceen Australiens. Bei vielen sind die Blüthen zu Köpfchen gedrängt, und der Blüthenstand durch die sehr stark cuticularisirten Brakteen von imbricater Deckung geschützt, nach Art der Compositen. So z. B. bei Darwinia-, Actinodium- oder Calycothrixarten. Aeusserst dicke Cuticularüberzüge zeigen manche Darwiniaarten, besonders an den Kronblättern. Diese sind bei D. Meissneri sehr dünn (Fig. 12), an den

Rändern nur aus den beiden Epidermschichten gebildet, decken jedoch die Knospe durch ihre dachige Lage und kappenförmiges Uebereinandergreifen an der Spitze sehr fest. Sehr stark cuticularisirt sind auch die beiden nebenblattähnlichen Anhängsel an der Basis jedes Staubblattes. Bei Verticordia schützen die Knospe die beiden Vorblätter, welche unten einen verschlossenen Krug bilden. Die Zwischenräume zwischen dem Vorblattinvolucrum und dem Fruchtknoten ist besonders bei den Arten, wo das Involucrum vor dem Aufblühen abfällt, mit dickwandigen Haaren vollgestopft. Bei V. Fontanesii sind die Epidermzellen des Fruchtknotens sehr hoch und schmal, der Gestalt nach fast manchen Drüsenepithelien ähnlich, doch dickwandig, stark cuticularisirt und laufen an der Spitze in cylindrische, schief nach oben geneigte Fortsätze aus, welche nur einen sehr engen Canal haben. Auch die vielfach getheilten, charakteristischen Kelchblätter der Verticordieen, die trockenhäutig sind, dienen den Knospen als Schutz gegen Transspiration.

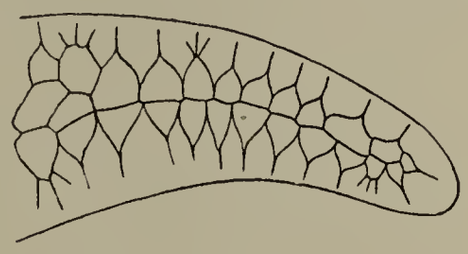


Fig. 12.
Darwinia Meissneri Benth. Querschnitt des Kronblattes zeigt die sehr starke Verdickung der Epidermwände.

Eine sehr bedeutende Länge erreicht der unterständige Fruchtknoten bei Lhotzkya ericoides Schauer. Er ist durch die beiden Vorblätter, die unten eine Scheide bilden, geschützt. In dem Winkel zwischen den Vorblättern und dem Fruchtknoten sind mehrere cylindrische oder etwas verflachte am Querschnitt aus 6—16 Zellen gebaute Squamulae sichtbar, die eine äusserst dünne Cuticula besitzen. Sie sind ganz ähnlich gebaut, wie verschiedene schleimabsondernde Squamulae intravaginales, doch konnte ich an dem ungünstigen Materiale über das Wesen ihres Secrets nichts ermitteln.

Fig. 13.
Pileanthus filifolius Meissn. Querschnitt einer Oellücke.

Pileanthus filifolius Meissn. (Fig. 13) hat in dem Fruchtknoten eine zusammenhängende Schicht von grossen Oellücken, die nur durch

eine oder sehr wenige Zelllagen von einander getrennt sind. Die mechanische Festigkeit des Fruchtknotens wird auf eine einfache, aber sonderbare Weise erhöht. Alle die flachen, polygonalen, tafelförmigen Zellen, die eine Oellücke begrenzen, verholzen, ihre radiären Wände wachsen sehr stark in die Dicke, grosse, verästelte Tüpfel bildend. Von der Fläche gesehen erscheint eine Tapetenzelle der Oellücke dem Querschnitte einer Steinzelle ganz ähnlich.

Eine andere grosse Familie von Holzgewächsen, die besonders in subtropischen Gegenden mit einem ausgeprägten Wechsel der Trocken- und Regenperiode reichlich vorkommen, sind die Proteaceen. Die Schutzvorrichtungen der Blüthen sind bei ihnen, soweit ich untersucht habe, sehr gleichmässig ausgebildet. Die vier Perigonblätter, welche unten häufig eine Röhre bilden, endigen mit freien Lappen von valvater Aestivation. Der Verschluss der Knospe wird bewirkt durch eine starke Zellennaht, indem die spitzen Epidermzellen, die mit dicker Cuticula überzogen sind, zwischen einander greifen. So z. B. bei Hakea leucoptera, Grevillea sericea R. Br., Telopea truncata R. Br., Leucodendron sp., Isopogon anemonaefolius, Lomatia obliqua R. Br., Oreocalyx grandiflora R. Br., Cardvellia sublimis F. v. Müll., Helicia excelsa Roxb. Verstärkt wird bei vielen Arten dieser Verschluss durch zahlreiche dichte, dickwandige Lufthaare, welche die Oberfläche des Perigons bedecken, z. B. bei den erwähnten Leucodendron-, Grevillea-, Telopea- und Lomatiaarten. Bei den Proteaarten, welche köpfige Inflorescenzen besitzen, sind die Perigonblätter nicht besonders dick, bei ihnen übernehmen nämlich die starken, vielfach an der Spitze und Basis lang und dicht behaarten Bracteen die Schutzrolle. Diese Bracteen sind sehr stark gebaut und durch grosse Mengen sclerenchymatischer Elemente ausgezeichnet. Bei P. speciosa R. Br. ist eine ununterbrochene Zone von Sclerenchymzellen vorhanden, welche von der Dorsalepidermis durch ein einschichtiges Hypoderma getrennt ist, ausserdem treten noch getrennte Gruppen von Sclerenchymzellen unter der Epidermis der Oberseite auf. Bei P. Scolymus R. Br. sind die Sclerenchymzellen nicht so stark, wie bei der vorigen Art verdickt, dagegen noch zahlreicher. Die Zwischenräume zwischen den Bracteen und Blüthen sind bei der letztgenannten Art durch sehr lange, dickwandige Haare vollständig ausgefüllt. Die mechanisch wirkenden, sclerenchymatischen Zellen kommen auch in den Perigonblättern vieler Arten vor, in sehr grosser Zahl und besonders dickwandig bei Cardvellia sublimis.

Von der kleinen südafrikanischen Gruppe der Pennaeaceen konnte

ich nur wenige Arten untersuchen. Die Blüthen sind durch die Tragblätter gut eingehüllt; diese zeichnen sich durch eine dicke Cuticula und zahlreiche Sclerenchymzellen und Fasern aus. Die Perigonblätter sind valvat, bei Pennaea mucronata L. sehr dick, durch starke Rippen der Cuticula fest mit einander verbunden. Bei Sarcocolla spicata DC. und S. squamosa L. sind die Perigonblätter zurückgebogen und auf der ganzen Breite der zurückgebogenen Flanken mit den benachbarten durch Cuticularrippen verzahnt.

Die xerophyten Asclepiadeen, z. B. Stapelia, Apteranthes, Ceropegia, besitzen dicke quincunciale Kelch- und valvate Kronblätter. Bei Stapelia, wo die sehr jungen Blüthen durch kleine Hochblätter geschützt sind, sind die Ränder der letzteren unmittelbar über der Basis colleterartig ausgebildet. Es sind zwar keine Emergenzen oder Trichome gebildet, doch die Epidermzellen der Bracteenkante sind vergrössert, epithelartig gestaltet und scheiden eine gummiartige, schleimige Substanz aus, welche die Kelche ganz junger Knospen überzieht. Zwischen den Kelch und den Kronblättern findet sich bei Ceropegia stapeliaeformis (Fig. 14) ein Kranz von sehr dicken und langen Colleteren. Bei Stapeliaarten sind diese Colleteren viel spärlicher, bei St. tridentata zwischen je zwei Kelchblätter je eine kurze und dünne. Die Kronblätter sind verzahnt durch eine Zellennaht. Die Verzahnung ist besonders an dem Scheitel der Knospe sehr stark, bei Apteranthes Gussoniana wird sie noch verstärkt durch scharfe, dünne Cuticularspitzchen, die an den Spitzen der conischen Epidermzellen stehen und zwischen die entsprechenden Epidermzellen des benachbarten Kronblattes hineinragen. Bei Stapelia reflexa wird der Verschluss der Krone verstärkt durch die Haare, welche an der Innenseite der Petala, neben den Berührungskanten derselben entspringen und über der Zahnnaht sich kreuzen.

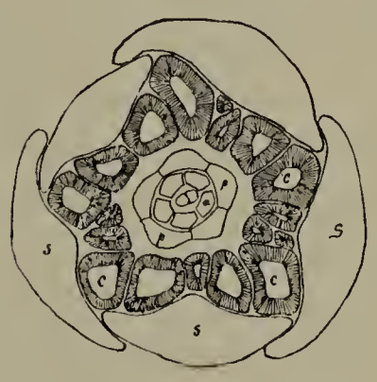


Fig. 14.
Ceropegia stapeliaeformis Haw. Querschnitt einer Blüthenknospe, die Lage der Colleteren zeigend, die Kelchblätter sind beziffert, p die Kronenblätter.

Eine Modification des Kronverschlusses finden wir bei der kleinen Gruppe der Ceropegien, nämlich bei C. Saundersi, C. Monteiroae Hook. und C. Galpinii Schlechter. Nur die erste dieser Arten habe ich untersucht. Die Kronblätter sind in dem unteren Theile so wie bei anderen Ceropegieen verzahnt, gegen die Spitze sind die Epidermen ganz mit einander verwachsen. Im ausgewachsenen Stadium kann man an Querschnitten die Grenze zweier Petala nicht mehr erkennen,

da die Cuticula an den Epidermzellen der Contactzone nicht ausgebildet ist, dieselben aber von den Parenchymzellen weder in der Grösse, Gestalt oder Beschaffenheit des Zellkernes zu unterscheiden sind. Wir haben hier eine solche Verwachsung wie die der Petalaspitzen einiger Fumariaceen, und ebenso wie bei den letzten öffnet sich die Krone nur im unteren Theile, an der Spitze bleiben die Petala schirmartig verwachsen, so dass sie ein laternenartiges Gebilde darstellt. Aehnliche innige Verwachsungen, finden wir bei allen Asclepiadeen in dem Fruchtknoten, wo die beiden Carpelle unten frei bleiben, oben auf dieselbe Weise verwachsen und eine einheitliche Narbe bilden, in welcher die Grenze beider Fruchtblätter in älteren Stadien nicht mehr zu erkennen ist.

Den Verschluss der Perigonblätter durch spitze Epidermzellen, durch eine Zellennaht finden wir bei sehr zahlreichen Pflanzen der trockenen Standorte. So z. B. an den valvaten Kelchblättern des Zizyphus Spina Christi (wo die Kelchblätter an der Innenseite einen Collenchymbeleg haben), bei Tetragonia expansa, Grubbia rosmarinifolia Berg, bei den Kronblätter der Acacia armata, Brunonia australis, Scaevola Thunbergii Ecklon, Dampiera eriophora Vriese, den Kelchblättern der Frankenia intermedia.

Die Mesembryanthemumarten verbergen ihre jungen Blüthenknospen tief zwischen den fleischigen Blättern, welche dieselben auch von oben bedecken. Die Blüthenanlagen bei diesen Xerophyten entwickeln sich von Aussen vollständig durch die dicken, schleimreichen Laubblätter geschützt. Von den Cacteen habe nur wenige Arten untersucht. Bei den meisten Mamillarien sitzen die jungen Blüthenknospen sehr tief zwischen den Mamillen versenkt. Bedeckt sind sie durch einen dichten Haarpelz, vielfach von blendend weisser Farbe. Solche in einer dichten Haarhülle eingesenkte Blüthenknospen kommen bei zahlreichen Arten anderer Cacteengenera vor, ich will nur an Pilocereus oder an die in Cephalien der Melocactusarten verborgenen Blüthenknospen erinnern. Die Perigonblätter sind dachig, eng anschliessend, aber ohne Nahtbildungen.

Den Schutz der Blüthenknospen durch Haare finden wir bei einer grossen Anzahl der Wüstenpflanzen, z. B. vielen Astragalusarten, Convolvulus lanatus, Heliotropium persicum etc.

Nur der Vollständigkeit halber will ich hier erwähnen, dass die Pflanzen, welche in zeitweise ganz trockenen Erdstrichen wachsen, sehr häufig Zwiebelbildung zeigen, ohne auf die näheren Verhältnisse näher einzugehen in Bezug auf welche ich an die Arbeit

Tavel's verweise. Unter der Erde, zwischen den dicken, saftigen Niederblättern verborgen, entwickeln sich die Blüthenstände so zahlreicher Steppenliliaceen und Amaryllideen. Die Blüthenanlagen bilden sich bei ihnen während der trockenen Periode aus, sind sie doch zu dieser Zeit wie von einem Wasserreservoir von den saftreichen Schuppen fest umschlossen.

Im Gegensatz zu den oben besprochenen Pflanzen trockener Standorte, deren Blüthenknospen mit morphologischen Schutzvorrichtungen reichlich versorgt sind, stehen einige annuelle Pflanzen, bei welchen die Blätter der Blüthenhülle kaum die Knospe umhüllen, wo die Perigonblätter nicht verschlossen, sondern auch in der Knospe geöffnet sind. Hierher gehören in erster Linie die Resedaarten, welche merkwürdig sorglos ihre wachsenden Geschlechtsorgane, Staubblätter, Carpelle, auch die Samenanlagen in den nicht geschlossenen Ovarhöhlen zur Schau tragen. Die kleinen grünlichen Kronblätter der Resedaarten haben eine offene Aestivation, dünnwandige Epidermzellen, zahlreiche, wenig vertiefte Spaltöffnungen. Im Gegensatz zu allen untersuchten Pflanzen ist an der Oberseite der Kronblätter eine Pallisadenschicht vorhanden. Und trotzdem leben dieselben an recht trockenen Standorten, manche gehören sogar zu den ausgesprochenen Wüstenarten, z. B. Caylussea canescens L., Oligomeris subulata Del., mehrere Resedaarten. Ebenso offene ältere Blüthenknospen hat Cleome violacea, eine Capparideae der trockenen Standorte Spaniens. Dass alle diese Pflanzen mit so ungenügend geschützten Blüthenknospen an trockenen Standorten wachsen, Blüthen entfalten und Samen bringen können, erklärt uns zum Theil die Erwägung, dass sie alle annuelle Kräuter von sehr raschem Wuchs sind, die während der kurzen Regenperiode schnell ihre Blüthen entfalten und Samen zur Reife bringen. Wahrscheinlich besitzt bei ihnen jedoch das Plasma selbst eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung, als bei anderen Pflanzen.

Die Blüthenknospen der Strandpflanzen.

Wie bekannt, finden wir „in der Blattstructur der Strandbäume alle Eigenthümlichkeiten wieder, welche sonst mit xerophiler Lebensweise verknüpft vorkommen und als Schutzmittel gegen Transspiration aufgefasst werden“ (Schimper, Strandflora, 13). In den Blüthenknospen derselben finden wir auch, wie es zu erwarten war, zahlreiche und interessante Schutzvorrichtungen, auf welche ich hier kurz hinweisen möchte.

Bei Brugiera eriopetata sitzen die Blüthenknospen in den Achseln der Laubblätter, von diesen in jungen Stadien gut verhüllt. Die 12 bis 14 Sepala sind sehr dick, am Querschnitt dreieckig von dicker Cuticula überzogen, mit den benachbarten in der Knospe sehr fest verbunden. Die Cuticula ist an der Aussenseite dick, doch bedeutend dünner als an der Innenseite, wo sie eine sehr grosse Dicke erreicht, und an dieser Aussenseite kommen zahlreiche Spaltöffnungen vor. Die Spaltöffnungen liegen in kleinen Vertiefungen an der Aussenseite derselben, zwei Cuticularvorsprünge der Schliesszellen bilden zwei über einander stehende Vorhöfe, an der Innenseite ist noch ein Hinterhof vor der Athemhöhle ausgebildet.

Am Querschnitt zeigen die Sepala einen sonderbaren Bau, der mir sonst bei keiner Pflanze begegnet ist. Die Kelchblätter erscheinen hoch dreieckig, wobei die Spitze des spitzen Dreiecks nach dem Innern der Blüthe gerichtet ist. Das Gewebe ist durch eine bogig gekrümmte, aus einer Reihe grosser dünnwandiger Zellen bestehenden Zone in zwei Hälften getheilt, nämlich in eine äussere, am Querschnitt linsenförmige, die aus Schwammparenchym gebildet ist, und in eine innere, welche von einer Reihe von Gefässbündeln überzogen ist. Die Zellen des aussenliegenden Schwammparenchyms sind dickwandig und lassen zwischen einander grosse Intercellularräume, welche mit den Spaltöffnungen kommuniziren. Die Zellen besitzen spärliche Chlorophyllkörner, die Intercellularräume sind nur unmittelbar unter den Luftspalten lufthaltig, sonst mit einer dicken, schleimigen, stark quellbaren, mit Jod oder Chlorzinkjod gelb färbbaren, Farbstoffe (Anilinfarben oder Haemotoxylin) speichernden Masse dicht erfüllt. In dieser Schlammmasse sind die Schwammparenchymzellen ganz eingebettet.

Die innere Hälfte der Kelchblätter ist auch grösstentheils durch Schwammparenchym gebildet, deren Zellwände dick, äussere an Intercellulurräume grenzende Membranschichten, quellbar, die Intercellularräume durch Schleim grösstentheils ausgefüllt sind. In der mittleren Zone dieser inneren Kelchblatthälfte verlaufen zahlreiche Gefässbündel von spärlichen Sclerenchymfasern begleitet.

An der Grenze beider Hälften verläuft eine Reihe grosser plasmareicher, dünnwandiger Zellen, deren Wände Cellulosereaction zeigen und dicht aneinander schliessen. Ueber die physiologische Bedeutung dieser interessanten Grenzschicht will ich aus Mangel aller Anhaltspunkte keine Meinung aussprechen, entwickelungsgeschichtlich stellt sie eine Hypodermschicht dar, und das ausserhalb derselben liegende

chlorophyllhaltige Schwammparenchym ist entwickelungsgeschichtlich ein Epidermgewebe, welches durch tangentiale und radiale Theilungen der einzigen Epidermschicht der jungen Blüthenknospen entstanden ist.

An der jüngsten Blüthenknospe, die ich untersuchen konnte, waren die Kelchblätter an dem Rande des breiten, flachen Blüthenbodens als kleine, gegen den Blüthenboden geneigte und denselben mit ihrer Innenseite berührenden Höcker entwickelt. Die inneren Blüthenorgane waren noch nicht angelegt. An diesen Knospen ist, besonders an den Längsschnitten deutlich erkennbar, die oben erwähnte Grenzschicht schon angelegt, welche unterhalb der Basis der Sepala anfängt und sich bis zur Spitze derselben zieht. An dem unteren Ende geht dieselbe in die tiefer unten gar nicht differenzirte subepidermale Periblemschicht über, nach oben ist sie von der oberflächlichen Epidermschicht durch 1, 2, höher 3—4 Zelllagen getrennt. Aus der Lagerung der Zellwände ist deutlich zu erkennen, dass diese bis jetzt nur wenigen Zelllagen der äusseren Zone alle durch tangentiale Theilungen der Epidermzellen entstanden sind. Alle Zellen der Kelchblätter sind in diesem Entwickelungsstadium noch meristematisch; diejenigen der inneren Grenzschicht untenscheiden sich von den übrigen durch etwas grössere, mehr compacte Zellkerne, durch dichtes, stärker tingirbares Plasma und etwas bedeutendere Grösse. Die Zellen der Grenzschicht theilen sich im weiteren Verlaufe gar nicht mehr tangential, diejenigen der mehrschichtigen Epidermis dagegen theilen sich noch längere Zeit, und bilden sich schliesslich zu grossen Schwammparenchymzellen mit Gruppen von Tüpfeln an den Berührungsflächen der benachbarten aus. Die biologische Function der sonderbar gebauten Kelchblätter der Brugiera beruht einerseits im Schutz der Knospe gegen Austrocknung, bedingt durch dicke Cuticula und grosse Schleimmengen in den Intercellularräumen; mit dieser Function ist die assimilatorische Thätigkeit verbunden, die hier von der als Schwammparenchym ausgebildeten Epidermis ausgeübt wird. Jedenfalls ist es nöthig, an der lebenden Pflanze die Functionen dieser Kelchblätter näher zu untersuchen.

Abwechselnd mit den Kelchblättern stehen die Petala und weiter in zwei alternirenden Kreisen die Staubblätter. Die Kronblätter sind am Rücken tief in zwei Seitenlappen eingeschnitten, in der Einbuchtung derselben steht ein Zipfel. Diese Lappen legen sich schotenartig aneinander, hinten sind sie mit einander sehr fest durch äusserst scharfe, dünne, dichte Cuticularrippen verbunden, vorne durch Haare verschlossen. In je einer durch die Lappen eines Kronblattes ge-

bildeten, hülsenartigen Höhle sind die Staubbeutel zweier Staubblätter, eines vor dem anderen stehend, eingeschlossen. Die äusseren Staubblätter sind die der epipetalen Reihe, die vor ihnen (also gegen die Mitte der Blüthe) stehenden gehören dem ersten Staubblattkreise an, sind an der Basis zur Seite gekrümmt und gelangen so mit ihren Antheren in die schützende Hülle der Kronblätter.

Die Cuticula der Kronblätter ist noch kurz vor dem Oeffnen der Blüthe dünn. Ungefähr von dem Momente der Theilung der Pollenmutterzellen angefangen, bis zur Oeffnung der Blüthenknospe, wächst dieselbe sehr stark in die Dicke, und die Cuticularüberzüge der Kronblätter einer offenen Blüthe der Brugiera gehören zu den dicksten, überhaupt bekannten Cuticularbildungen (bis 35 μ dick!).

Bei Rhizophora conjugata L. stehen die Dichasien in den Achseln abgefallener Blätter. Die kurz gestielten Dichasien sind von zwei Bracteen umgeben, welche unten einen Becher bilden. Am Boden desselben wird keine Gipfelblüthe angelegt, nur zwei seitliche, die ihrerseits von je zwei sehr dicken, unten eine Urne bildenden Vorblätter sehr dicht umschlossen sind.

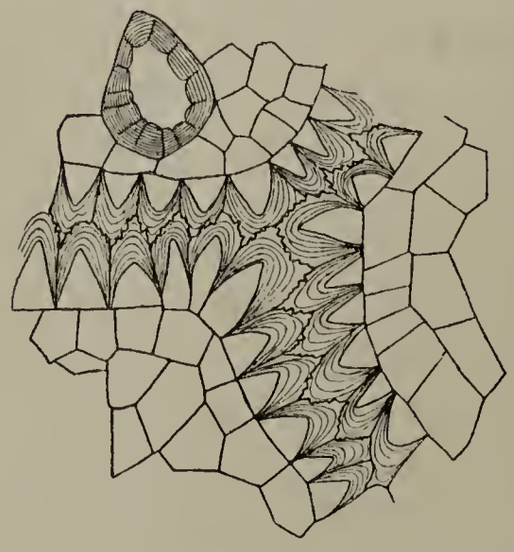


Fig. 15.
Rhizophora Mangle L. Querschnitt durch die Spitze einer Blüthenknospe, die Nahtverbindung der Kelchblätter zeigend.

Am Boden der durch die ersten zwei Vorblätter des Dichasiums, wie auch am Boden der Vorblätter jeder Einzelblüthe, sind zahlreiche, dichtgedrängte, grosse, unregelmässige, häufig gelappte, zu einem Ringe angeordnete Colleteren entwickelt, welche die Zwischenräume zwischen den Vorblättern und zwischen diesem und dem Kelch mit Schleim füllen. Die Colleteren der Rhizophora sind ausgezeichnet durch eine sehr bedeutende Höhe ihres Drüsenepithels.

Die vier dicken Kronblätter sind valvat, mit einander an den breiten flachen Berührungsflächen durch Zahnnaht sehr fest in der Knospenlage verbunden (Fig. 15). Die Verzahnung wird hergestellt durch das Auswachsen der Epidermiszellen in spitze, conische Papillen, welche mit dicker Cuticula bedeckt sind. Die Cuticula ist jedoch nicht glatt, sondern mit sehr spitzen Stacheln bedeckt, die in die Räume zwischen ebensolche Cuticularstachelchen des benachbarten Kelchblattes hineinwachsen, diese ganz ausfüllen und eine sehr feste Vernahtung herstellen.

Die Vorblätter wie die Kronblätter zeichnen sich durch grosse Mengen der verästelten, verholzten Trichoblasten, sowie durch Gruppen von Steinzellen, welche die bedeutende, mechanische Festigkeit dieser Organe bewirken, aus. An der Dorsalseite der älteren Kelchblätter der Rhiz. conjugata entwickelt sich (noch vor dem Aufblühen) eine mehrschichtige Peridermschicht, die ich sonst an keinen anderen Kelchblättern beobachtet habe. Im Innern des Kelchblattes ist ein mehrschichtiges Wassergewebe entwickelt; unterhalb der Dorsalseite finden sich zahlreiche Gerbstoffzellen, die hier eine ununterbrochene Lage bilden. Es fehlte mir an Material von sehr jungen Inflorescenzen, und deswegen konnte ich nicht genau feststellen, inwieweit an dem Aufbau des Kelchblattes die Epidermis betheiligt ist. Die jüngsten Stadien, die mir vorgekommen sind, scheinen doch anzudeuten, dass die Epidermzellen der Dorsalseite des Kelchblattes sich lebhaft tangential theilen, doch ist die Grenze zwischen dem vermuthlich aus Epidermis entstandenen Gewebe und dem eigentlichen Blattmesophyll in erwachsenen Blüthen nicht scharf genug trennbar.

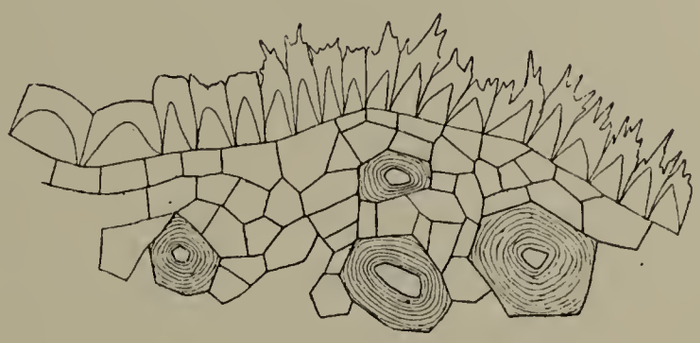


Fig. 16.
Ceriops Roxbourghiana Wall. Der Rand eines Kelchblattes quergeschnitten. Eine Cuticularnaht.

Bei Ceriops Roxburghiana Wall. (Fig. 16) sind die am Querschnitt dreieckigen, valvaten Kelchblätter deutlich in zwei gleich dicke Partieen differenzirt. Aussen unter einigen Gerbstoffreihen tritt ein mächtiges Lager von grossen, dünnwandigen Wasserzellen auf. Die innere Partie des Kelchblattes, welche allein von Gefässbündeln durchzogen ist, zeigt eine enorme Menge von Trichoblasten. Die Ränder der Kelchblätter sind verzahnt, ähnlich wie bei Rhizophora. Ebenso verzahnt sind auch die sehr dicken, von mächtiger Cuticularschicht überzogenen Kelchblätter der Kandellia Rhedii Wall. (Fig. 17), die dagegen nur sehr

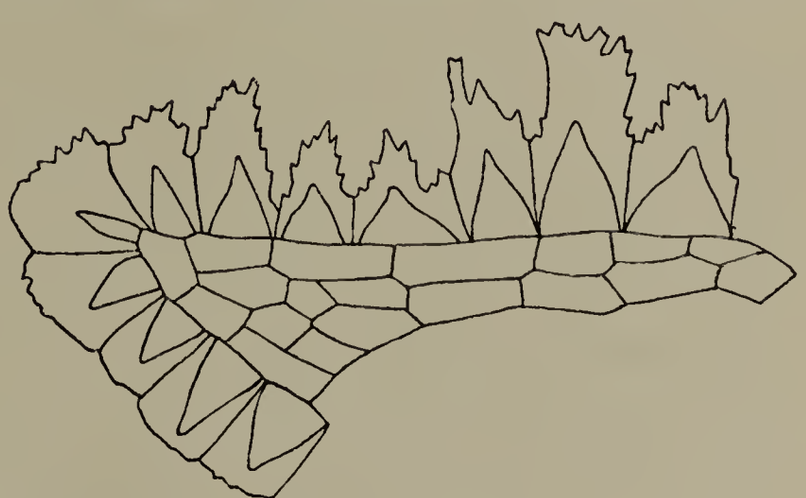


Fig. 17.
Kandellia Rhedii Wight. Rand des Kelchblattes.

spärliche Trichoblasten aufweisen. Das Wassergewebe liegt hier in der Mitte des Kelchblattes.

Die Knospen des Aegiceras majus Gaertn., eines kleinen Mangrovebaumes der altweltlichen Tropen, sind durch gedrehte, sehr eng anliegende Kron- und Kelchblätter gut geschlossen. Die Kelch- und Kronblätter sind beide rechts gedreht und zeichnen sich durch zahlreiche verholzte, polygonale Zellen aus, die jedoch ihre Wandungen erst kurz vor dem Aufblühen stärker verdicken. Die anatomischen Schutzvorrichtungen gegen zu starke Transspiration sind nicht stark ausgebildet; an der Dorsalseite der Kelchblätter befinden sich zahlreiche, nicht vertiefte Spaltöffnungen; die Cuticula ist nicht besonders dick, Haare, mit der Ausnahme spärlicher Schilddrüsen, fehlen. Eine sehr dicke Cuticula besitzen dagegen die Kronblätter der Avicennia officinalis L., die Kronblätter sind bei ihr mit dichten langen Haaren und sehr zahlreichen, sitzenden Drüsen bedeckt.

Im Gegensatz zu den oben besprochenen Mangrovepflanzen der alten Welt besitzt die südamerikanische Laguncularia racemosa Gaertn. (Combretaceae) keine interessanten Verschluss- oder Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen. Die imbricaten Kelchblätter machen nicht den Eindruck eines besonders festen Verschlusses, die Cuticula ist sehr dünn, Trichoblasten fehlen, nur wenige Epidermzellen wachsen in kurze cylindrische Haare aus.

Die Epiphyten.

Zwischen den epiphytisch lebenden Pflanzen finden wir in Bezug auf die Verschlussvorrichtungen der Blüthenknospen sehr starke Differenzen, was ganz verständlich erscheint, da die Lebensbedingungen derselben speciell in Bezug auf die Feuchtigkeit der Luft sehr verschieden sind. Schimper hat zwischen den amerikanischen Epiphyten zwei Gruppen unterscheiden können, die Epiphyten der Urwaldschatten und die der trockenen Savannenwälder. Zwischen beiden kommen jedoch alle Mittelstufen, vielfach im Bereiche einzelner Familien, vor, z. B. bei den Bromeliaceen. Die an luftigen, exponirten Stellen wachsende Tillandsia usneoides hüllt ihre Kronblätter vollständig unter den schirmartig ausgebreiteten, dachig deckenden, eng anliegenden Sternschuppen. In einem schroffen Gegensatz zu solchen grau behaarten Arten stehen die epiphytischen Bromeliaceen, welche den stark beschatteten Stämmen der Urwälder anhaften, oder auf dem beschatteten Erdboden gesellig vorkommen. Bei vielen solcher Formen, die Wassertrichter besitzen, entwickeln

sich die Blüthenstände vollständig unter Wasser, und man könnte erwarten, bei ihnen Anpassungen an dieses Wasserleben zu finden.

Diese finden wir bei Nidularium spathulatum des hiesigen botanischen Gartens, bei welcher die Blüthenknospen fast bis zum Oeffnen unter Wasser stehen. Die äusseren Perigonblätter sind anders gebaut, als die inneren. In den Epidermzellen der Kelchblätter finden sich kieselsaure Körper in grosser Menge gelagert. Zwischen den einzelnen Gefässbündeln bilden sich grosse Intercellularräume, die von sehr lockerem Sternparenchym ausgefüllt sind. Die Sternparenchymzellen sind gewöhnlich 4—5eckig, langarmig, nicht so graziös regelmässig gebaut wie bei Juncus oder Nelumbo, aber ähnlich denen von Thalia dealbata. Die Bildung des Sternparenchyms, wie das Ausscheiden der intercellulären Kieselsäurekörper in den Epidermzellen sind zwei bei Wasserpflanzen sehr verbreitete Erscheinungen, die bei Nidularium in den von dem Wasser des Trichters umspülten Kelchblättern entwickelt sind.

Die Orchideen haben im Allgemeinen wenig bemerkenswerthe Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen. Die Blüthenstände sind gewöhnlich sehr lange Zeit durch die Laubblätter fest eingehüllt, ausserdem schützen auch die Deckblätter die jüngeren Knospen gut. Die Perigonblätter decken gewöhnlich dachig; bei manchen Arten, z. B. Phalaenopsis amabilis, Physosiphon Loddigesii, Coelogyne fuliginosa, Sobralia macrantha, decken die äusseren Perigonblätter klappig, dabei sind die aneinander stossenden Ränder eingebogen und in eine Rinne der Dorsalseite des tiefer liegenden Perigonblattes eingedrückt. Die saftigen Blüthenknospen des Epidendron variegatum haben auch valvate Knospendeckung der dicken, äusseren Perigonblätter. Der Verschluss wird hier jedoch weder durch solche Rinnenbildungen wie bei den vorigen Arten, noch durch Verzahnung oder Behaarung, wie wir solche fast immer bei valvater Aestivation finden, verstärkt. Die sehr breiten, glatten Ränder der betreffenden Perigonblätter liegen jedoch so fest aneinander an, dass an den Schnitten die Grenze zweier Blätter nicht sogleich merkbar ist. Interessant bei diesem Epidendron sind ferner die perlenartigen Emmergenzen an der Aussenfläche der Perigonblätter, welche fast immer eine Wasserspalte an dem Scheitel tragen. Die starke Entwickelung der wasserausscheidenden Spalten steht offenbar im Zusammenhange mit einer enormen Anhäufung der Salze, die durch Alkohol als grosse Sphaerokrystalle in den Perigonblättern ausgeschieden werden.

Mehr interessante Vorrichtungen finden wir an den Knospen der

an mehr trockeneren Standorten wachsenden Epiphyten, von welchen ich einige untersuchen konnte. Die Sprossspitze der Myrmecodia echinata (M. vitchiensis und Hydnophytum formicarum verhalten sich ähnlich) ist zwischen den opponirten, an der Basis eine Scheide bildenden jungen Blattanlagen tief verborgen. Die Blätter eines Quirles haben flache Knospenlage und sind mit den ganzen, glatten Laminatheilen mit einander verklebt. Unterhalb dieser verklebten Blatttheile befindet sich eine ganz abgeschlossene Höhle, wo junge Blattprimordien und später die Blüthenknospen entstehen. An der inneren Basis der jungen Blätter stehen ringsum dicke Colleteren, welche denen von Coffea (Hanstein in Bot. Zeitung 1868) ganz ähnlich gebaut sind. Zwischen diesen stehen massenhaft die langen, mehrzelligen, dünnwandigen Haare. Diese Haare sind mit wässrigem Zellsaft erfüllt und durch das schleimige Secret der Colleteren so fest mit einander verbunden, dass sie ein pseudoparenchymatisches Gewebe bilden. Die Quer- oder Längsschnitte durch die Sprossspitze zeigen uns das ungewöhnliche Bild der Blattanlagen, die von einem dem Saftparenchym ähnlichen Gewebe, in welchem die Durchschnitte der Colleteren erscheinen, umschlossen sind. Hydnophytum formicarum zeigt ebenso compactes Wasserpseudoparenchym, dagegen ist dasselbe bei der hier cultivirten Myrmecodia vitchiensis wenig entwickelt.

Die Blüthen der Myrmecodia echinata stehen vertieft in den Rinnen, die von den verbreiteten Blattpolstern umrahmt sind und deren Eingang durch starke, sich kreuzende Stacheln bewaffnet ist (cfr. die Abbildung bei Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I, Tab. VIII, Fig. 2). Den Blüthenbau beschreibt Burck in Annales de Buitenzorg VIII, p. 225, Tab. XX, Fig. 1—3. Die jungen Blüthenknospen sind von dem krugartigen Kelch ganz umschlossen. Die Petala sind valvat mit einander sehr fest verzahnt, und besonders an der Wölbung der Knospe, wo sie mit einander stossen, sehr dick. Die Verzahnung ist so fest, dass sich die ausgebildeten Blüthen — nach Burck — gar nicht öffnen, sondern kleistogam befruchten. An der Basis der ausgewachsenen Blüthen sind noch die Reste der oben erwähnten Colleteren und Haare sichtbar.

Während bei der Myrmecodia echinata die Kronblätter durch eine feste Zahnnaht die geschlossene, aber aus vier Blättern gebildete Calyptra erzeugen, ist die Kroncalyptra der amerikanischen Epiphyten der Gattung Markgravia anders gebildet. Nicht durch nachträgliche Verzahnung, sondern als eine einheitliche Mütze wird die Calyptra

der Markgraviaarten gebildet. An der ursprünglichen Scheitelöffnung derselben verwachsen die aneinander stossenden Epidermzellen durch Verzahnung der zackigen Unebenheiten der Cuticula ganz, ohne eine Oeffnung zu lassen. Die unbehaarte Kroncalyptra ist von der dicken Cuticula überzogen, und mit der Ausnahme einer schmalen, sehr dünnen Basalzone, der späteren Abreisszone, sehr dick und lederartig hart. Die Härte ist verursacht durch grosse Mengen verholzter Elemente, Steinzellen und Trichoblasten. In der Verbreitung dieser mechanischen Elemente in der Calyptra ist insoweit eine gewisse Regelmässigkeit zu erkennen, als in der äusseren, subepidermalen Schicht die polygonalen Steinzellen prävaliren, weiter nach innen folgt ein parenchymatisches Gewebe und erst noch weiter die Masse der verzweigten Sclereiden, welche in der Nähe der inneren Fläche der Kronmütze grösstentheils radiär gestreckt sind.

Bei Markgravia wird die Kronhülle mützenartig abgeworfen, vielleicht zum Theil infolge des Druckes der sich streckenden Staubblätter. Die Krone reisst an der Basis ab, an der früher erwähnten sehr dünnen Trennungszone. Die Trennungszone entbehrt der mechanischen, verstärkenden Elemente vollständig, dagegen treten hier zahlreiche Schleimzellen und Raphidenbündel vor, welche die Festigkeit des Gewebes herabsetzen. Diese schwache, aus kleinen dünnwandigen Zellen gebaute basale Zone der Kronmütze wird von aussen durch die gut deckenden, starken, aber niedrigen Kelchblätter geschützt.

Wie bedeutend dünner die Kronwand an der Trennungszone als höher oben ist, zeigen folgende Messungen.

	Markgravia umbelata	M. Sintenisii	M. rectiflora
Dicke der Ansatzstelle der Calyptra	0,25 mm	0,06 mm	0,17 mm
Dicke an der halben Höhe der Knospe	1,4 mm	0,7 mm	0,9 mm

Von einer Collenchymschicht in der Calyptra, die Noel bei M. polyantha erwähnt, konnte ich bei den drei untersuchten Arten nichts entdecken.

Die Krone der Markgravia war schon mehrfach interpretirt, so von Baillon, Delpino und Noel. Baillon und Noel wollen sie aus vier Petalen aufgebaut sehen, Delpino aus fünf. Szyscyowicz, der Bearbeiter der Markgraviaceen in den „Natürlichen

Pflanzenfamilien, schreibt (III. p. 159): „Die 2—4, ein wenig noch von einander getrennten Zähne, welche manchmal an der Spitze der Calyptra bei der Gattung zu finden sind, liefern den Beweis, dass nur eine einfache Verwachsung der vier Blumenblätter vorliegt". Den Beweis liefert dieser Satz allerdings nur darfür, dass der betreffende Verfasser Schlüsse ohne Beweise ziehen kann. Von einer einfachen Verwachsung ist bei Markgravia keine Rede. Aus dem Vorhandensein etwaiger Höckerchen an der Spitze der Calyptra bei dieser Gattung auf die Zahl der „congenital verwachsenen" Kronblätter zu schliessen ist nicht rathsam, da diese Höckerchen oder Lappen durch Verwachsen der kleinen Scheitelöffnung entstanden sind, und wenn die Ränder dieser Oeffnung gleichmässig an einander wachsen, so sind keine Lappen vorhanden, wenn dagegen ein Rand über den anderen übergreift, so wird ein Lappen gebildet. Nur die Entwickelungsgeschichte könnte uns sichere Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage liefern; mir fehlte dazu das Material.

Bei anderen Markgraviaceen, die ich gleich hier anhangsweise erwähne, wird der Knospenschutz der Blüthen durch starke, dachig deckende, mit dicker Cuticula versehene Kronblätter bewirkt. Die mechanische Festigkeit wird bei Souroubea guianensis Aubl. durch sehr zahlreiche, verzweigte Trichoblasten bewirkt, bei mehreren Noranteaarten, die ich untersucht habe, sind dieselben spärlicher. Der Verschluss der imbricaten Kronblätter wird bei der erwähnten Souroubea, bei Norantea paraensis Mart. und N. guianensis Aubl. durch die Zahnnaht, spitze Epidermiszellen, verstärkt. Bei N. adamanthum Camb. wachsen zwar die Epidermiszellen nicht zu Papillen heraus, doch ist die Cuticula mit merkwürdigen, gekröseartig gewundenen Leisten bedeckt, die in die entsprechenden Furchen des anliegenden Kornblattes passen und so die Knospe durch eine Cuticularnaht schliessen.

Blüthenschutzvorrichtungen bei verschiedenen Pflanzen der Tropenflora.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich zahlreiche Pflanzen der tropischen Floren in Bezug auf die uns hier interessirende Frage untersucht, und verschiedene Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen gefunden. Die klare Bedeutung der gefundenen einfachen und complicirten Vorrichtungen wird zwar im vollen Lichte erst im Zusammenhange mit den Lebensgewohnheiten der betreffenden Art erscheinen, doch ist es mir sehr schwer geworden, dieselben bei vielen Pflanzen

genau feststellen zu können. Das ist die unangenehme Lage eines Botanikers, der in Europa die biologischen Anpassungen der fremden Gewächse berühren will. Da jedoch manche von den gefundenen morphologischen Thatsachen interessant und zum Theil wenigstens in ihrer Bedeutung ohne Weiteres verständlich sind, so gebe ich hier in bunter Aufeinanderfolge die interessanteren Thatsachen wieder.

Durio zibethinus (Bombaceae) entwickelt seine grossen Blüthenknospen an den Gipfeln hoher Bäume. Wie die vegetativen Organe, so sind auch die Blüthenknospen durch einen dichten Panzer der verholzten Sternschuppen bedeckt, welche dachig über einander greifen. Die Blüthenknospen sind aussen von dem Nebenkelche, der hier als eine dicke Calyptra ausgebildet ist, die bei dem Aufblühen unregelmässig zerreisst, umgeben. Die enge, punktförmige Scheitelöffnung derselben ist durch einen Propf der geschlängelten dichten Büschelhaare verstopft und ausserdem oben durch die Schildhaare verdeckt. Die Kelchblätter sind ebenso wie die Calyptra an der Dorsalseite durch einen Sternschuppenpanzer bedeckt, an der Innenseite tragen sie das sonderbare Nectarium. Wie bei anderen verwandten Gattungen treten in den Kelchblättern (und in der Calyptra) sehr zahlreiche grosse Schleimzellen auf. Der Fruchtknoten der Blüthenknospe ist auch von besonders breiten Sternschuppen umzogen; diese sind hier jedoch nicht kurz gestielt und der Oberfläche eng anliegend, sondern sitzen an Spitzen conischer Emergenzen an, die nach der Befruchtung zu langen, starken Stacheln auswachsen.

Ebenso starke, obwohl andere Schutzvorrichtungen gegen Transspiration finden wir bei vielen anderen Bombaceen. Quararibea turbinata L. besitzt einen sehr dicken, an Schleimzellen reichen, als Calyptra entwickelten Kelch, welcher unregelmässig zerreisst und deren enge Scheitelöffnung durch Haarpropf verstopft ist. Die Kronblätter decken dachig. Chorisia crispiflora St. Hil. besitzt einen krugartigen, sehr dickwandigen Kelch, eng anliegende Kronblätter decken sich convolutiv. Sehr starke Haarüberzüge an den Kelchblättern besitzen viele Bombaxarten; von einem besonders dichten langhaarigen Pelz sind die Aussenflächen der Kelch- und Kronblätter bei Ceiba pubiflora bedeckt, während bei Pachira macrocarpa Schlecht. die Kelchblätter beiderseits dicht behaart sind. Den Verschluss der Kelchblätter dieser Art könnte man mit zwei mit der Haarseite aneinander angepressten Pelzen vergleichen.

In ähnlichen Rahmen variiren die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen bei anderen Columniferen. Sloanea ochrocarpa Mart., Monocera tuberculata Hooker, Elaeocarpus floribundus Blume haben dicke

klappige Kelchblätter, welche durch geschlängelte oder sich kreuzende Haare verschlossen sind. Bei der letzten Species umhüllt jedes Kronblatt eine Gruppe der Staubblätter. Die imposanten Knospen des Cheirostemon platanoides Humboldt et Bonpl. haben sehr dicke, dachige, durch Haarüberzüge verschlossene Kelchblätter. Von den Tiliaceen hat Apeiba membranacea Spruce und A. hypoleuca Steud. sehr dicke klappige Kelchblätter; diejenigen der Columbia celebica Blume sind dünner, aber zurückgebogen und an den breiten zurückgebogenen Flügeln mit Haarverschluss versehen. Berrya amomilla Roxb. besitzt eine Kelchcalyptra, deren Scheitelöffnung durch Haarpfropf verstopft ist. Die Haarverschlüsse der valvaten Kelchblätter finden wir sehr häufig bei den Sterculiaceen, so bei Theobroma- und Sterculiaarten. Bei einigen Ayenia- und Büttneriaarten (B. pilosa Roxb., catalpaefolia Jacq., microphylla Cav.) finden wir wenigstens in der Mitte der Berührungsfläche der Kelchblätter eine Zellennaht und bei allen grosse Mengen von Schleimzellen in den Kronblättern, welche bei Theobroma Cacao L. reichlicher als bei allen anderen untersuchten Pflanzen vorkommen.

Eine grössere Mannigfaltigkeit in den Verschlussvorrichtungen der Blüthenknospen zeigen die Euphorbiaceen. Die kleinblüthigen Phyllanthus- und Xylophyllaarten haben dachige, sehr dünne, unbehaarte Kelchblätter. Bei Jatropha podagrica sind die convolutiven Kronblätter durch eine Zellennaht verbunden. Bei Croton pungens sind die Sepala durch Sternschuppen und lange Haare geschützt, auch die Räume zwischen einzelnen Staubblättern sind durch die Haare ganz ausgefüllt. Aehnlich ist bei Euphorbia pulcherrima der Eingang in das zygomorphe Cyathium verstopft. Häufig ist in dieser Familie eine calyptraartige Hülle der Blüthe vorhanden. Bei Capellenia (Endospermum) molluccana Tejsm. ist der Kelch calyptraartig ausgebildet, und in den männlichen Blüthen durch das Synandrium ganz ausgefüllt. Die Scheitelöffnung der Calyptra wird durch Haare geschützt, später auch durch die stumpfe Spitze des Synandriums verdeckt. Aehnlich sind die ♂ Blüthen der Pachystroma ilicifolia Müll. Arg., wo jedoch an der Spitze der Calyptra noch drei kurze, kleine Zipfel ausgebildet sind. An der Innenfläche der Calyptra, aber auch an den Epidermzellen der jungen Antheren, werden kleine kuglige Schleimtröpfchen ausgeschieden, ähnlich wie in den Intercellularräumen der Nymphaeaceen. Bei der Gattung Pera (untersucht wurde Pera obtusifolia Müll. Arg. und Pera sp. aus Trinidad Eggers 1104) ist die Bractee als eine Calyptra entwickelt, die an der

Seite unterhalb der Basis gespalten ist. Die Spalte ist verschlossen durch Haare, die Oberfläche durch Sternschuppen beschirmt. Das an trockenen Standorten Chilis wachsende Aextoxicon punctatum R. P. schützt seine Blüthen auch durch eine kuglige, unregelmässig zerreissende Bractealcalyptra. Die Scheitelöffnung derselben ist verschlossen durch Uebereinandergreifen der Ränder und verdeckt wie

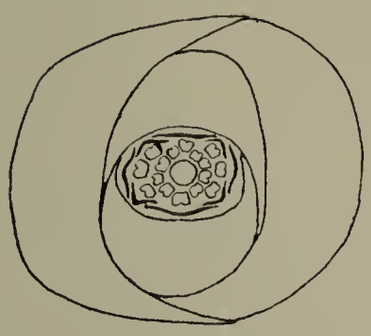


Fig. 18.
Payenia polyandra B. H. Querschnitt einer jungen Blüthenknospe. Die Kelchblätter sind sehr dick.

Fig. 19.
Achras Sapota L. Querschnitt einer Blüthenknospe.

die ganze Calyptra durch eine dichte Lage der Sternschuppen. In den imbricaten Kelchblättern, die sehr breit über einander greifen, liegt eine zusammenhängende Lage der sclerenchymatischen Zellen; spärlicher sind solche auch in der Calyptra vorhanden.

Bei den Sapotaceen sind die jungen Blüthenknospen durch die Kelchblätter geschützt. Die Deckung derselben ist bei Bumelia, Chrysophyllum, Bassia, Sideroxylon, Payenia imbricat. Interessant ist die Deckung der Kelchblätter bei Payenia polyandra B. H., welche die beigefügte Zeichnung (Fig. 18) wiedergibt. Die Deckung der äusseren Kelchbätter bei Achras Sapota habe ich entgegen den Angaben der Autoren immer gedreht gefunden (Fig. 19), die der inneren dachig. Valvate Deckung kommt bei Mimusops und Imbricaria vor. Ein besserer Verschluss der Kelchblätter wird durch die zahlreichen, für Sapotaceae charakteristischen Lufthaare hergestellt. Nur bei Bumelia liceoides Gaertn., wo die Cuticula an den Kelchblättern dick ist und diese eng an einander geschmiegt liegen, habe ich keine Haare an der Oberfläche der Blüthenknospe gesehen. Bei Chrysophyllum Cainito sind dieselben sehr spärlich, dagegen sind die imbricaten Kelchblätter durch eine Cuticularnaht verzahnt. Sonst habe ich bei keiner der untersuchten Sapotaceen die Nahtbildungen gesehen, auch nicht bei den klappig deckenden Imbricaria- und Mimusopsarten. Dagegen

spielen die Lufthaare eine bedeutende Rolle als Schutzvorrichtung der Sapotaceenblüthenknospen. Und zwar sind entweder nur die Aussenseiten der Kelchblättter mit denselben dicht bedeckt (Sideroxylon Marmulana), oder die Aussenseiten und die Innenseiten, die letzteren jedoch nur am Rande und unterhalb der Spitze (Achras Sapota), oder es sind endlich die beiden Seiten mit einem dichten Haarüberzug bedeckt, was bei imbricater Deckung den Eindruck zweier aneinander eingedrückter Pelze hervorruft (Bassia latifolia). Bei Mimosops haben wir Uebergänge zwischen der imbricaten und

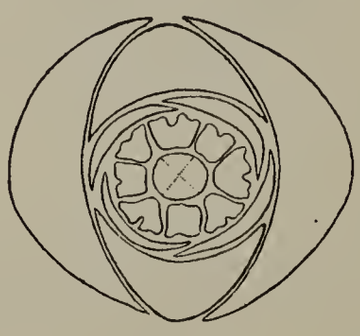


Fig. 20.
Isonandra Candolleana Wight. Querschnitt einer Blüthenknospe.

Fig. 21.
Imbricaria maxima Poir. Querschnitt einer Blüthenknospe.

valvaten Kelchdeckung. Bei M. surinamensis decken sich die Kelchblätter zwar nicht bedeutend, aber deutlich dachig. Bei anderen Mimusopsarten habe ich eine valvate Aestivation gefunden, wo jedoch die Ränder der äusseren Kelchblätter eingebogen, und je zwei sich berührende der benachbarten Sepala in eine mehr oder weniger tiefe dorsale Furche der inneren Kelchblätter eingekeilt sind. Diese dorsale Rinne ist besonders schön bei Mimusops Kumel und Imbricaria maxima (Fig. 21) ausgebildet, immer mit langen dichten Haaren ausgekleidet, die den Verschluss der äusseren Kelchblätter verstärken. Interessant ist bei manchen Mimusopsarten die Umhüllung der jungen Antheren durch die Kronlappen, welche schief nach innen der Blüthe zwischen die Antheren einwachsen (ähnlich wie die Petala vieler Malpighiaceen) und eine Drehung der Anthere hervorrufen. Bei Imbricaria maxima ist der basale, nicht umhüllte Theil der Anthere normal extrors und tangential gerichtet, höher ist dieselbe Anthere gedreht und zeigt am Querschnitt die schiefe Lage der Pollensäcke.

Sehr viele Sapotaceen zeichnen sich durch sehr bedeutende Dicke ihrer Kelchblätter aus, eine Erscheinung, die besonders bei solchen Pflanzen häufig uns begegnet, die ihre Blüthe ohne genügenden Schutz durch

Laub oder Hochblätter aus dem alten Holze hervorbringen. Dieselbe Erscheinung finden wir andererseits bei vielen Bombaceen und den Diospyrosarten, die aus dem alten Holz ihre Blüthen bringen, z. B. Diospyros ramiflora Roxb.

Manche interessante Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen haben die Rubiaceen. Bei Gardneria floribunda bilden die steifen, grossen Kelchzipfel durch Aneinanderschmiegen ein festes Gewölbe über den gedrehten Kronblättern. Später treten diese Zipfel weiter auseinander und der Scheitel der Krone ist durch dieselben nicht mehr geschützt. Dagegen ist die Krone aussen von einer dicken schleimigen Masse überzogen. Diese wird durch die Colleteren producirt, welche in einer ringförmigen Zone hoch an den Kelchblättern eben an der Grenze zwischen der Kelchröhre und den Kelchzipfeln stehen und die anfangs tiefer liegende Krone an der Oberfläche mit ihrem Excret überziehen. Die Colleterenbildung ist bei den Rubiaceen sehr verbreitet, schon Hanstein hat dieselben bei Coffea gut beobachtet und abgebildet, ich habe dieselbe bei Myrmecodia und Hydnophytum oben beschrieben. Sehr schön sind sie auch bei der Cephaelis Beerii (Fig. 22) des hiesigen botanischen Gartens entwickelt. Die Blüthen sind bei dieser Species zu kopfigen Inflorescenzen gedrängt, aussen von grossen Brakteen umgeben. Ueber den Blüthenknospen und Brakteen sammelt sich eine schleimige Substanz, welche dieselben vollständig überzieht. Aus den Blüthenstielen und dem Boden der Inflorescenz wachsen sehr zahlreiche dünnwandige, mehrzellige, cylindrische Haare hervor, die mit Zellsaft erfüllt sind und mit den Oberflächen eng aneinander anliegen. Zwischen

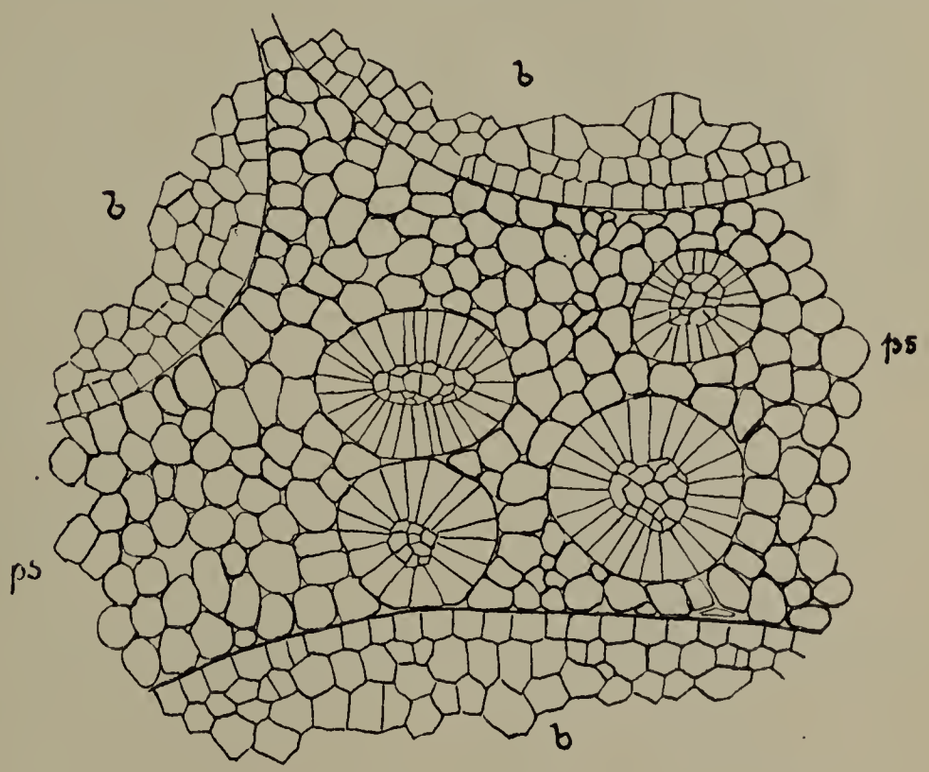


Fig. 22.
Cephaelis Beerii Teissm. Querschnitt durch einen Blüthenstand. Die Räume zwischen den Blüthenstielen (b) sind durch ein pseudoparenchymatisches Wassergewebe (ps) erfüllt, in welchem die schleimabsondernde Colleteren verlaufen.

diesen Wasserhaaren treten sehr zahlreiche, lange, dicke, mit einem Drüsenepithel bedeckte Colleteren hervor, welche die schleimig gummöse Substanz secerniren und die erwähnten Haare zu einem mächtigen Pseudoparenchym, ähnlich denen von Myrmecodia oder Hydnophytum, verkleben. Dieses Pseudoparenchym, welches hier als Wassergewebe funktionirt, umschliesst vollständig die jungen Blüthenknospen und verhindert deren Vertrocknung. Auch zwischen den Kelch- und Kronenblättern finden sich zahlreiche Colleteren, welche die Petala mit Schleim überziehen. Die valvaten Kronblätter sind durch eine feste Zellennaht in der Knospenlage verbunden. Den Verschluss der Krone durch eine Zellennaht (Fig. 23) habe ich bei mehreren Rubiaceen gefunden, so z. B. bei valvater Deckung bei Pogonopus Ottonis, Uragoga citrina, Bouvardia hirtella, Galium Mollugo L., bei dachiger Aestivation bei Hamelia patens und Isertia parviflora Vahl, wo der Verschluss be-

Fig. 23.
Uragoga citrina Baill. Querschnitt der Kronblätter einer jungen Knospe. Die Zellennaht.

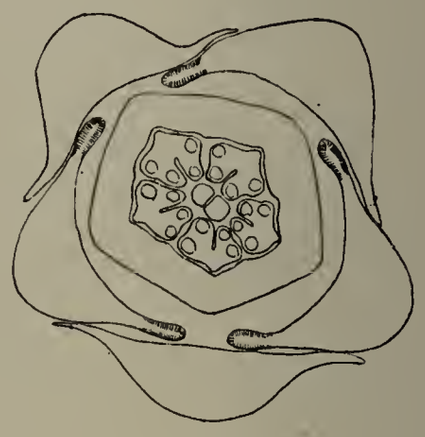


Fig. 24.
Ochrosia borbonica Gmel. Querschnitt einer Blüthenknospe, die Lage der Colleteren zeigend.

sonders stark ist. Bei Coffea mauritanica sind die gedrehten Petala durch eine Cuticularnaht verbunden.

Die Schleim absondernden Colleteren sind auch bei den verwandten Familien zu finden, besonders bei den Apocyneen, Asclepiadeen, auch bei den Loganiaceen.

Bei der Apocynacee Ochrosia borbonica Gmel. (Fig 24) sind die Kelchblätter quincuncial deckend, die basalen Theile der Ränder der nach dem Innern der Knospe fallenden Sepala sind mit dem Drüsenepithel überzogen und functioniren als Colleteren. Bei Allamanda catharthica L. stehen vor jedem jungen Blatt der Sprossspitze, zu einer gedrängten Reihe angeordnet, 4—6 dicke, cylindrische Colleteren, welche in dem oberen Theile ganz von Drüsenepithel bedeckt sind,

in der basalen Partie dagegen nur an der Innenseite dasselbe besitzen. Bei Apocynum androsaemifolium steht an jeder Flanke des Deckblattes ein dünner, kurzer, cylindrischer Colleter. Bei Allamanda Schottii in dem Zwischenraume zwischen dem Kelch und Krone steht ein Ring abgeflachter Colleteren. Bei Nerium Oleander forma plena (Fig. 25) stehen dieselben nicht nur vor dem Kelch, sondern auch vor den Kronblättern.

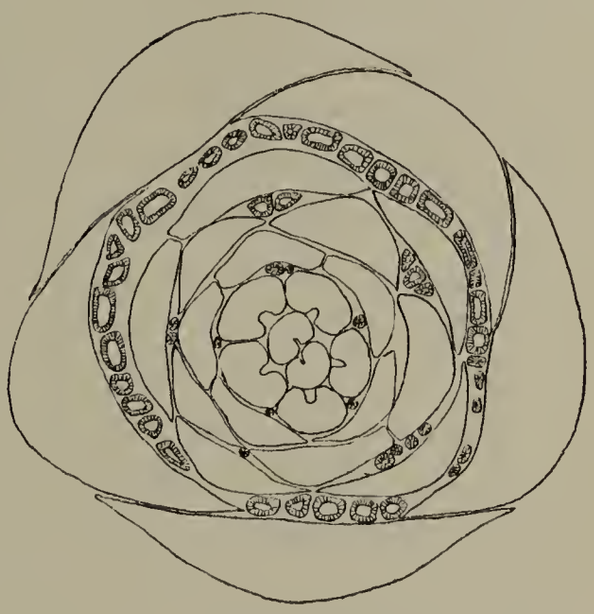


Fig. 25.
Nerium Oleander. Querschnitt einer gefüllten Blüthenknospe, die Lage der Colleteren zeigend.

Aehnlich bei den Asclepiadeen. Ceropegia und Stapelia habe ich schon früher erwähnt. Die Colleteren stehen hier gewöhnlich einzeln zwischen den Sepalen an deren Innenseite, so bei Asclepias curassavica, Gomphocarpus synaicus, Vincetoxicum officinale, Physianthus albens, Gonolobus sp., Periploca graeca. Die convolutiven Kronblätter decken sehr gut durch ihre gedrehte Lage und sehr enges Aneinanderschmiegen die jungen Geschlechtsorgane; bei Trichostelma Körberi Fournier ist der Verschluss der Krone noch verstärkt durch eine tiefe Einbuchtung am Rande jedes Petalum, in welche der Rand des anstossenden Blattes genau eingepasst ist.

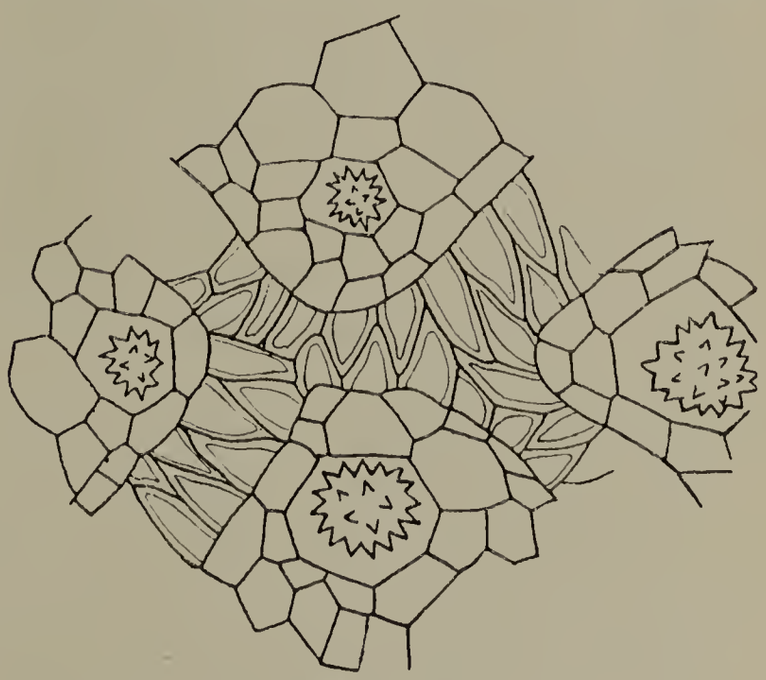


Fig. 26.
Gardneria ovata Wall. Querschnitt durch die Spitze der Blüthenknospe, die Vernahtung der vier Kronblätter zeigend.

Bei der Loganiacee Fagraea bedecken zahlreiche niedrige, denen der Rhizophoreen ähnliche Colleteren den Grund der Kelchröhre. Viele Loganiaceen sind durch sehr dichte Haarüberzüge an der Innenseite der Krone ausgezeichnet. So z. B. die Gardneria nutans, Usteria, viele Strychnosarten. Bei Gardneria nutans und G. ovata (beide Arten sind generisch zu trennen, G. ovata besitzt in dem Staubblatt nur zwei, seitliche, den Asclepiadeen ähnlich gelagerte Pollensäcke, die freistaub-

blättrige G. nutans deren vier) sind die valvaten Kronblätter durch eine Zellennaht sehr fest verzahnt (Fig. 26).

Enorme Schleimmengen produciren die Colleteren der Sprossspitzen mancher Clusiaceen. Bei Garcinia Xanthochymus Hook. fil. sind die, die Sprossspitze umgebenden Blattbasen scheidenartig verbunden und tragen an ihrer Innenseite sehr zahlreiche, dicke, unregelmässig geformte, manchmal gelappte Colleteren, die kein cylindrisches Drüsenepithel haben, aber deren zwei bis drei äusseren Zelllagen durch ihr dichtes Plasma charakterisirt sind. Die jungen Organe sind in die durch diese Colleteren secernirten Schleimmassen ganz eingebettet. Sonst sind bei den Clusiaceen die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen wenig interessant. Vielfach sind die dachigen Kelchblätter sehr dick, sehr häufig ganz glatt, eng anliegend, mit ganz dünner Cuticula. Nur bei Clusia ramosa Rusby sind die Petala durch eine Cuticularnaht verzahnt. Etwas dickere Cuticula besitzt Tovomita amazonica Rupp., sehr dicke dagegen die Aussenfläche der Kronblätter der Renggeria comans Meissn.

Anders gebaut sind die Colleteren der Lecythideae Courupita guianensis, von welcher vollständiges Blüthenentwickelungsmaterial mir Dank der Güte des Prof. Goebel zur Verfügung stand. An dieser Stelle will ich von den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen nur die den Knospenschutz betreffenden Eigenthümlichkeiten erwähnen. Die Blüthen entstehen in den Achseln dicker Deckblätter und ziemlich früh unterhalb der Sprossspitze. Ueber dem ersten sichtbaren Blüthenprimordium sind noch 6—7 Hochblätter ohne Achselgebilde angelegt. An den Blüthenprimordieen entwickeln sich gleich zwei transversale Vorblätter, die das Primordium von oben bedecken, während die Deckblätter mit den anderen imbricat deckend ein fest schliessendes Gewölbe über dem jungen Blüthenstandgipfel formen. Die Berührungsflächen der Trag- und Deckblätter sind mit einer schleimigen Substanz bedeckt, die viele Farbstoffe stark imbibirt, und von cylindrischen, sehr langen und schmalen, anfangs geraden, dann in den Zwischenräumen zwischen den Deckblättern geschlängelten Colleteren producirt wird. Die Colleteren stehen einzeln an jeder Flanke des Deckblattes und sind von einem Drüsenepithel mit basal gelagerten Zellkernen bedeckt. In der weiteren Entwickelung übernehmen die jungen Kelch-, später die Kronblätter die Schutzrolle der Knospe. Die Kronblätter sind dicht aneinanderliegend, dachig, mit einer dünnen Cuticula. Die Kelchblätter sind schwach behaart, zwischen den Haaren stehen die Spaltöffnungen auf kleinen Emporwölbungen.

Eine Eigenthümlichkeit vieler Lecythis, Gustavia und Foetidiaarten bilden die stumpfen grossen Emergenzen an der basalen Zone der Kelchblätter. Die biologische Bedeutung derselben ist mir ganz unbekannt. Bei Lecythis albiflora sind an der Basis des Kelchblattes nach unten dicke wallartige Absätze gebildet, die den unterständigen Fruchtknoten ein wenig bedecken. Die Kelch- und Kronblätter sind bei den meisten untersuchten Arten dick, glatt, eng anliegend, mit imbricater Deckung, nur bei Gustavia Poeppigiana sind die Kronblätter durch einen dichten Haarüberzug bedeckt. Bei der grossblüthigen Foetidia retusa Blume fehlt die Krone; in den sehr dicken und festen Kelchblättern sind sehr zahlreiche Hartbastgruppen vorhanden. Die Kelchblätter sind revolutiv, aber nicht alle valvat, wie das allgemein behauptet wird. Ein Kelchblatt ist klappig, die beiden seitlichen greifen jedoch mit ihren Rändern über das vierte. Der Verschluss der Kelchblätter wird durch eine Zellennaht bewirkt.

Von den Bignoniaceen konnte ich leider nur wenige Arten, und diese dazu sehr unvollständig untersuchen. Ueber die Blüthenknospen der Spathodea campanulata Beauv. besitzen wir jedoch die interessante Arbeit Treub's (Les bourgeons floraux du S. c. Annales du jardin botanique de Buitenzorg VIII, p. 38). Bei dieser Art bildet der Kelch eine dickwandige Mütze, welche an der Spitze etwas ausgezogen erscheint. In dem grossen Innenraum dieser Calyptra sitzt an der Basis die von den Kronblättern eingehüllte Blüthenknospe. Die Höhle der Calyptra wird von einer Flüssigkeit ausgefüllt, welche die kleinen flachen Knopfdrüsen ausscheidet, und so wird die Vertrocknung der inneren, von der Krone umhüllten Knospe verhindert. Aehnliche Vorrichtungen scheinen auch bei anderen Bignoniaceen stattzufinden, und deswegen sind die Untersuchungen des lebenden Materials sehr erwünscht. Ich habe trockenes Herbarmaterial mancher verwandten Arten untersucht. Heterophragma sp. (Herb. Ind. or. Hook. & Thompson. Coll. Stock) hat eine dickwandige Kelchcalyptra; diese ist aussen und innen mit einem dichten Haarbeleg bedeckt, die Scheitelöffnung durch die Haare wie mit einem Wattepfropf verstopft. Die innere Haarbekleidung lässt schliessen, dass keine Flüssigkeit im Inneren dieser Calyptra sich

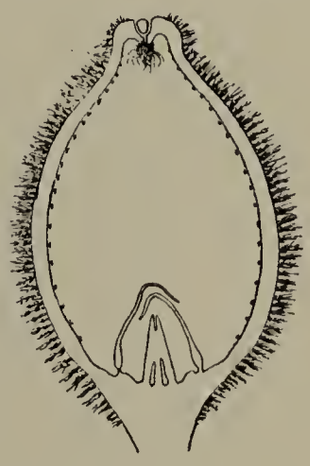


Fig. 27.
Dolichandrone adenophylla DC. Längsschnitt einer Blüthenknospe. Die Kelchcalyptra innen mit kleinen Drüsen bedeckt, aussen stark behaart. Die Staubblätter sind nicht getroffen.

ansammelt, der Haarpelz allein vermindert die Transspiration. Dolichandrone adenophylla DC. (Fig. 27) ähnelt dagegen sehr stark der Spathodea campanulata. Die Kelchcalyptra ist an der Oberfläche dicht mit bäumchenartigen Haaren bedeckt, im Inneren (mit Ausnahme der Spitze, wo ein Haarbüschel unterhalb der Scheitelöffnung sitzt) nur mit Drüsen, die denen der Spathodea ganz ähnlich sind, dicht bedeckt. Die Höhle der Calyptra ist sehr gross, an ihrer Basis sitzt die kleine innere Blüthenknospe. Die Scheitelöffnung wird ähnlich wie bei Spathodea durch aneinander liegende, etwas eingebogene Ränder der Calyptra verschlossen. Viel fester wird der Verschluss der Scheitelöffnung bei Markhamia lutea Seem. oder Dolichandrone tomentosa Seem. (543 Mechow. West-Africa). Bei diesen beiden Arten ist die Spitze der Kelchcalyptra ausgezogen, die Oeffnung ganz verwachsen, so dass im oberen Theile des langen Endzipfels die Lage derselben nicht mehr zu erkennen ist. Bei Markhamia ist die Innenseite der Calyptra wie die Aussenfläche der Kronblätter mit den erwähnten niedrigen Drüsen bedeckt. Bei Dolichandrone tomentosa Seem. (Fig. 28) sitzen aussen an der engen Spitze der dicken Calyptra zahlreiche, sehr grosse, vertiefte Schüsseldrüsen, deren Function mir unbekannt ist. Diese Drüsen sitzen in schüsselartigen Vertiefungen, sind mit hohem, aus cylindrischen Zellen bestehendem Drüsenepithel bedeckt, unter welchem noch eine Schicht cubischer Zellen besonders differenzirt ist. Vielleicht sind es Nectarien, welche mit Myrmekophilie in Beziehung stehen, doch lässt sich diese Frage nur in der Natur entscheiden.

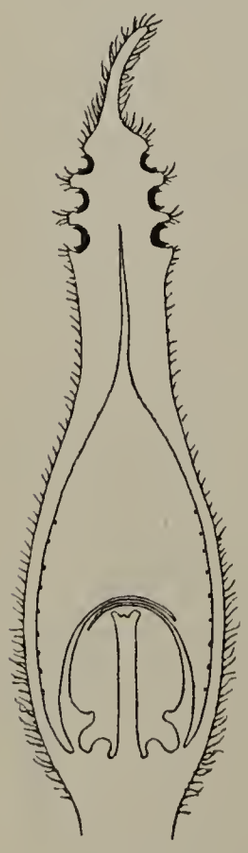


Fig. 28. Dolichandrone tomentosa Seem. Längsschnitt einer Blüthenknospe. Die grosse Kelchcalyptra ist an der Spitze ausgezogen und unterhalb der Spitze mit grossen Schüsseldrüsen bedeckt.

Es ist möglich, dass auch bei anderen Pflanzenfamilien Pflanzen, deren Knospen durch ähnliche als Wasserbehälter functionirende Calyptragebilde geschützt sind, vorkommen. In dieser Beziehung sollte man besonders manche Melastomaceen untersuchen, z. B. Bellucia und Myriasporaarten. Die dicht behaarte Kelchcalyptra der Myriaspora egensis Mart., welche mützenartig abgeworfen wird, hat eine lang ausgezogene Spitze, die apicale Oeffnung ist ganz verwachsen, im Inneren sind zahlreiche lang gestielte Drüsenhaare. Interessant sind die jungen Blüthenknospen der Kibesia echinata (Jack) Cogn. Die

apicale Oeffnung der dickwandigen, mützenartig abreissenden Kelchcalyptra wird durch grosse, zugespitzte Epidermzellen ganz verwachsen. Zahlreiche Gruppen der Steinzellen vergrössern die mechanische Festigkeit dieser Blüthenhülle. Aus dem Fruchtknoten wachsen sehr lange, conische, dicke Emergenzen hervor, die an dem jungen Kelche fest anliegen und diesen ganz verdecken.

Calyptraartige Hüllen finden sich noch bei vielen tropischen Pflanzen verschiedener Verwandtschaftskreise vor, so z. B. bei den Anacardiaceen Melanorrhea und Gluta L. Melanorrhea usitata Wall., von welcher ich Exemplare aus Rangoon untersucht habe, besitzt eine Kelchcalyptra und sechs convolutive Kronblätter. Die apicale Oeffnung wird durch Haare verstopft, die an der Spitze entspringen und nach unten ins Innere des Canals ragen, diesen wie mit einem Wattepfropf schliessend. Bei Gluta coarctata L. ist der Haarverschluss der apicalen Calyptraöffnung nicht so fest. Ganz anders verhält sich Anacardium occidentale. Die Blüthen sind zu kleinen Knäueln an den rispigen Inflorescenzen gedrängt und besonders durch die Vorblätter geschützt. Diese Endinflorescenzen stellen Sympodien dar. Die gipfelständige Blüthe hat zwei Vorblätter, die aus ihren Achseln wieder mit Vorblättern versehene Blüthen bringen. Von den Achseln der vorderen dieser letzten Vorblätter entwickeln sich weiter je eine Blüthe, die hinteren derselben Vorblätter entwickeln keine Achselknospe mehr. Die Kronblätter sind quincuncial, die Kelchblätter gedreht.

Bei vielen Monimiaceen werden die Blüthen durch eine krugförmige Achsencupula verschlossen. Bei den weiblichen Blüthen der Monimia ovalifolia Thnb. wird dieselbe an der Spitze durch dickwandige Haare verstopft. Bei Peumus Boldus ♀ endet dieselbe mit drei kurzen Lappen, welche die Oeffnung mit Hilfe zahlreicher Haare bedecken. Bei Mollinedia laurina endet die Blüthenhülle mit vier Zipfeln, von welchen die zwei äusseren die inneren decken, dabei sind die Berührungsflächen durch eine Zahnnaht verschlossen.

Sehr bekannt sind die die Blüthen umhüllenden Achsenbecher der Ficusarten. Der Verschluss der Gipfelöffnung wird erzielt durch sehr zahlreiche kleine Brakteen. Bei F. exasperata bilden die äusseren einen nach oben gewölbten Dachstuhl, während die tieferen nach unten geneigt sind und mit den Rändern sich decken.

Von den Pflanzen der wärmeren Klima, deren Blüthenhüllblätter durch Nahtbildungen verbunden sind, werde ich hier noch anhangsweise mehrere nennen. So die valvate Krone der Rutaceae Correa alba, wo der Verschluss noch verstärkt wird durch ein Gewirr dick-

wandiger Büschelhaare. Von den Cornaceen liefern Alangium Lamarkii, Marlea tomentosa L., M. nobilis Clarke hübsche Beispiele sehr starker Zellennahte der Kronblätter, ebenso unsere Cornusarten. Alle untersuchten Loranthaceen, Phoradendron sp., Lepidoceras Kingii Koch ♂, Loranthus obtusatus Wall., L. Lindenianus Zoll. verzahnen ihre valvaten Perigonblätter sehr fest; weniger stark L. europaeus L. Bei den sehr hohen Caryocararten ist der Verschluss der imbricaten Kronblätter des C. brasiliense nur durch eine Cuticularnaht, bei C. glabrum Pers. durch Zellennaht, wobei jedoch die Cuticula der spitzen Epidermiszellen gerippt und höckerig ist und so einen festeren Verschluss bewirkt. Von den untersuchten Olacineen haben alle Zellennahtverschluss, so Olax scandens Roxb., O. acuminata Wall., Cathedra rubricantis Miers, Agonandra brasiliensis Miers, Cassinopsis madagascariensis Baill. Von den Samydaceen zeigte Apherema spicatum Miers den Zellennahtverschluss der valvaten Kronblätter (Fig. 29). Ebenso die Kronblätter der Burseraceen Trattinickia burseraefolia Mart., Hedwigia balsamifera Sw., Protium Aracouchini Mart., Canarium acutum Bennet., der Vaccinieen Thibaudia sp., Macleania punctata, der Meliaceen Guarea alba DC. und G. trichilioides Gris.

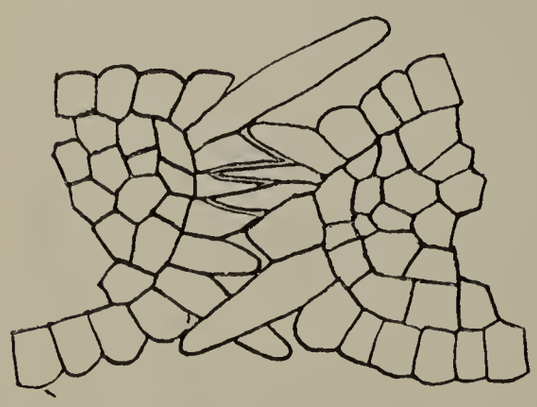


Fig. 29.
Apherema spicatum Miers (Samydaceae). Der Zellennahtverschluss der Kronblätter.

Die Wasserpflanzen.

Bei den meisten Wasserpflanzen sind die jungen Blüthenknospen durch reichliche Schleimbildung geschützt, die Blätter der Blüthenhülle decken sich mit glatter Oberfläche dachig und schliessen sehr eng aneinander, so z. B. bei allen Nymphaeaceen und Cabombeen, Mayaca fluviatilis, Elisma natans, Sagittaria natans, Hydromystria stolonifera, Hetheranthera reniformis, Pontederia coerulea, Batrachium aquatile. Nur bei wenigen Arten sind Nahtverbindungen der valvaten Kelchblätter (Trapa natans) oder klappiger Kronblätter (Limnanthemum Humboldtii, Neptunia oleracea) entwickelt. In den Fällen, wo die Perigonblätter nicht vorhanden sind, z. B. bei Hippuris vulgaris, Callitriche verna sind es die Schleimabsonderungen, die in erster Linie schützend wirken, verstärkt durch die Laubblätter (Hippuris) oder winzige Vorblätter (Callitriche). Näher auf die Ausbildung der

Schleimhaare, Schleimdrüsen und der Schleim absondernden „Squamulae intravaginales“ werde ich hier nicht eingehen, dieselbe ist bei den meisten der erwähnten Arten von Schilling (Flora 1893) sehr ausführlich beschrieben.

Dagegen finden wir manche andere Schutzvorrichtungen bei nicht submersen Wasserpflanzen, nämlich reichliche Haarbildungen bei Typha zwischen den nackten Blüthen oder an den Perigonblättern, z. B. Phylidrum lanuginosum. Bei Rapatea paludosa sind die drei äusseren Perigonblätter sehr steif und hart. Die mechanische Festigkeit ist bedingt durch eine ununterbrochene, 2—3 Zellen dicke Lage sclerenchymatischer Zellen, die unter der Oberseite der Aussenseite liegen, so dass diese Perigonblätter den Spelzen des Hordeum am Querschnitte ähneln. In jeder Epidermzelle der Aussenseite ist ein Kieselsäurekörper entwickelt, die Härte der Perigonblätter erhöhend. Solche Mengen der Kieselkörper wie in den Epidermzellen der Rapatea kommen sonst selten im Pflanzenreiche vor.

Ganz andere Blüthenschutzvorrichtungen sind bei vielen an das Leben im rasch bewegten Wasser angepassten Podostemaceen zu finden. Bei Oenone Imthurni Goebel aus den Katarakten des Amakuru sitzen die terminalen Blüthen in tiefen Höhlen, die durch congenitale Verwachsung zweier seitlich stehender Blätter entstanden sind (cfr. Näheres bei Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II, 2). Diese Höhle besitzt an der Spitze eine kleine, schmale, nach oben gerichtete rissartige Oeffnung, deren Ränder aneinander fast anliegen. Zahlreiche Kieselkörper bewirken die Härte dieser Blatthöhle. Am Boden derselben steht die terminale Blüthenknospe, die von einer nervenlosen, dünnen Spathella umgeben ist. Die apicale Oeffnung der Spathella ist durch papillenartig ausgewachsene Epidermzellen verwachsen; ihr Scheitel ist von kleineren Zellen gebaut und wird durch reichliche Kieselkörper verstärkt. Die Perigonschuppen sitzen zwischen den Staubblättern und sind so klein, dass ihnen keine schützende Bedeutung zukommen kann. Interessant sind die sehr zahlreichen Secretzellen, welche besonders in der Spathella und dem Griffel, aber auch in den Blättern reichlich vorhanden sind. Es sind grosse verlängerte Zellen, mit dichtem Plasmabeleg, in welchem zahlreiche, grosse Zellkerne, ähnlich wie in den Endospermbelegen, liegen. Auf die Inhaltsbestandtheile dieser Zellen, die sehr interessant sind, will ich hier nicht eingehen. Erwähnen möchte ich dagegen, dass an einigen Blüthen an dem Blüthenstiel, seitlich eine lange schmale Schuppe sitzt, die vielleicht als ein Hochblatt zu deuten wäre. Manche Epi-

dermzellen derselben wachsen in kurze, mit brauner, in Alkohol und Xylol unlöslicher Substanz erfüllbare Haare aus. Eine Schleimabsonderung konnte ich im Inneren der Blüthenhöhle nicht finden.

Alpine Pflanzen.

Im Allgemeinen sind bei den hochalpinen Pflanzen keine sehr interessanten morphologischen Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen vorhanden. Und zwar konnte ich keine solche finden, die als Schutzvorrichtungen gegen niedrige Temperaturen zu deuten wären. Dass trotzdem die Blüthenknospen der alpinen Pflanzen, besonders die der frühblühenden, ohne Schaden die Nachtfröste ertragen können, wird durch Eigenthümlichkeiten des Plasma und des Zellsaftes derselben bedingt. Vielleicht kommen hier noch besondere Wärmeemissions- und Absorbtionsvermögen vor, doch besitzen wir in dieser Beziehung noch keine Untersuchungen.

Dagegen finden wir auch bei den alpinen Blüthenknospen, und zwar besonders bei solchen, die entweder sehr früh im Herbst angelegt sind (Saxifraga oppositifolia, retusa, manche Primeln), oder bei solchen, die an sonnigen exponirten Standorten, an Felsen und dergleichen, erst in den heissen Sommermonaten blühen, Schutzvorrichtungen, die eine Verminderung der Transspiration erzielen, so z. B. die starke Behaarung bei manchen alpinen Compositen (Hieracium, Leontopodium, Artemisia), Labiaten etc.

Bei Primula Clusiana steht der Blüthenstand achselständig und die Blüthen sind schon so weit im Herbst differenzirt, dass die Staubblätter derselben im Stadium der Pollenmutterzellen überwintern. Der Blüthenstand wird, so lange er noch jung und kurz ist, von den Blättern der Blattrosette eingehüllt, und zwar wird die Einhüllung präciser durch eine tiefe dorsale Rinne des hinter dem Blüthenstande stehenden Blattes, in welcher derselbe Blüthenstand, von zwei starken Rippen seitlich umgeben, liegt und so Herbst und Winter überdauert. Dagegen sind die Blüthenknospen, die in den ersten Frühlingstagen über die umhüllende Blattrosette hervorragen, sehr ungenügend geschützt. Dieselbe Erscheinung des mangelhaften Schutzes der fast offenen Blüthenknospen finden wir weiter bei manchen hochalpinen Gewächsen, besonders stark bei den Ranunculaceen: Ranunculus glacialis, rutaefolius, Pulsatilla baldensis, alpina, auch bei den Potentillen, z. B. P. aurea, salisburgensis, Soldanellaarten etc.

Hier möchte ich einige Bemerkungen über den Bau des Blüthenstandes von Empetrum nigrum beifügen. Wir besitzen über diesen

Gegenstand die Untersuchungen Buchenau's (Bot. Zeit. 1862 p. 297—301) und die mit ihnen nicht ganz übereinstimmenden Eichler's (Blüthendiagramme 403, II). Nach meinen Untersuchungen, zu welchen ich die in dem hiesigen botanischen Garten cultivirten Exemplare der alpinen Pflanzen benützte, ist die Darstellung Buchenau's richtiger als jene von Eichler. Bekanntlich stehen bei Empetrum die Blüthen als Sprosse III. Ordnung an den Kurztrieben in den Achseln gewöhnlicher Laubblätter. Um die Sache klar darzustellen, gebe ich hier ein Diagramm (Fig. 30) eines etwas stärker, als das gewöhnlich der Fall ist, entwickelten Blüthensprosses mit zwei Blüthen. Nach den zwei ersten Blättern (1 und 2), die transversal inserirt sind, folgen noch die Blätter 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 in einer der $^2/_5$ Spirale nahen Aufeinanderfolge. In den Achseln der Blätter 1 und 2 sind keine Knospen sichtbar, das Blatt 3 trägt eine verkümmerte Knospe mit zwei Vorblättern α und β. Die Blätter 4 und 5 tragen in den Achseln die mit zwei Vorblättern versehenen Blüthen, das Blatt 6 trägt eine verkümmerte Knospe mit mehreren Blattanlagen, die darauffolgenden Blätter 7, 8, 9 haben keine Achselknospen mehr und umgeben die Vegetationsspitze des Blüthenstandtriebes.

Fig. 30.
Empetrum nigrum L. Diagramm des Blüthenstandes. Das Tragblatt ist weggelassen.

In dem gezeichneten Falle zeigen die Blätter 1—5 eine Laubblattstructur; sie besitzen nämlich die bekannte rinnenartige Vertiefung mit den Spaltöffnungen auf der unteren Seite ihrer Blattlamina, die natürlich kleiner ist als die der gewöhnlichen Laubblätter; erst die Vorblätter (α und β) der Blüthen, wie auch die verkümmerten Blätter 6, 7 etc. zeigen keine Andeutung der erwähnten Laubblattstructur. In anderen Fällen ist die Laubblattstructur nur auf die ersten zwei oder mehrere Blätter des Blüthenstandes beschränkt.

Alle mir sonst bekannten Abänderungen an den Blüthenständen von Empetrum lassen sich an die oben beschriebene Darstellung zurückführen. Nur selten wird der Blüthenstand dreiblüthig, indem die Axillarknospe des Blattes 3 sich zu einer Blüthe entwickelt, oder das Blatt 2 eine Blüthe in der Achsel trägt. Gewöhnlich kommen die zwei Blüthen von den Achseln der Blätter 3 und 4, vielfach wird nur eine Knospe gebildet in der Achsel des Blattes 3. Von einer distichen Anordnung der Blätter 3 und folgenden, wie solche von

Buchenau und Eichler angegeben ist, zeigen die hiesigen Exemplare an den Mikrotomschnitten keine Spur.

Die Deckung der Kelchblätter ist variabel, doch ist die von Buchenau angegebene die gewöhnlichste, wonach das hintere Kelchblatt die beiden vorderen umschliesst. In der Knospenlage sind die Kelchblätter mit einander durch sehr dicht neben einander stehende, ganz dünne, haarähnliche Auswüchse der Cuticula mit einander fest verzahnt und auf diese Weise wird ein ganz fester Verschluss der Blüthenknospe während der Herbst- und Wintermonate bedingt. Im Frühling lösen sich die Kelchblätter von einander ab. Die Aestivation der Kronblätter ist nur in gewissen Stadien offen. Im Herbst untersuchte Knospen zeigen die mit ihren Spitzen dachziegelartig am Scheitel der Blüthenknospe sich deckenden Kronblätter.

Register.

Aegiceras 174, Anacardiaceae 189, Apocyneae 184, Asclepiadeae 155, 167, 185, Avicennia 174, Bignoniaceae 187, Blumenbachia 154, Bombaceae 179, Boisduvallia 158, Bromeliaceae 174, Burseraceae 190, Cacteae 168, Carica 154, Caryocar 190, Clusiaceae 161, 186, Cobaea 156, Cornaceae 190, Eleagnus 156, Eleocarpaceae 179, Empetrum 192, Euphorbiaceae 180, Ficus 189, Hedera 157, Jacquinia 154, Laguncularia 174, Lecythideae 186, Liliaceae 155, Limnanthemum 190, Loganiaceae 185, Loranthaceae 190, Markgraviaceae 176, Melastomaceae 188, Meliaceae 190, Monimiaceae 189, Myrtaceae 162, Neptunia 190, Nymphaea 190, Olacineae 190, Orchideae 155, 175, Penneaceae 166, Phoenocoma 156, Podostemeae 191, Primula 192, Proteaceae 166, Rapateaceae 191, Resedaceae 169, Rhizophoreae 170, Rubiaceae 176, 183, Rutaceae 189, Samydaceae 190, Sapotaceae, 181, Saxifraga 192, Sterculiaceae 180, Tiliaceae 180, Trapa 190, Vaccinieae 190, Vitis 158. — In dem Register sind die Namen der nur kurz in der Arbeit erwähnten Gattungen nicht citirt.

Zur Geschichte unserer Kenntniss der Correlationserscheinungen.

II.[1])

Von **K. Goebel.**

In der kleinen Schrift „Ueber die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane“ (Berlin, C. Habel, 1884) habe ich zuerst kurz darauf hingewiesen, dass Knight's experimentelle Untersuchungen auch für die Morphologie von grosser Bedeutung seien.

Knight's Arbeiten lernte ich vor 12 Jahren kennen durch ein Exemplar von Treviranus „Beyträge zur Pflanzenphysiologie“ (Göttingen 1811), welches ich meinem verstorbenen Freund und Collegen Röper in Rostock verdanke. In diesem Buche sind einige Knight'sche Arbeiten übersetzt, und speziell die Versuche über die Knollenbildung bei der Kartoffel mussten mein Interesse im höchsten Grade erregen, da ich mich, ohne Knight's Arbeiten zu kennen, einige Jahre vorher mit Versuchen über die Correlationserscheinungen beschäftigt hatte. In dem genannten Vortrag nahm ich desshalb Veranlassung auf Knight's Versuche hinzuweisen, und sagte in einer Anmerkung (a. a. O. pag. 31): „die in Deutschland herrschende formale Morphologie hat diese Beziehungen allerdings so gut wie ganz vernachlässigt, was, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, mit der ganzen Richtung derselben zusammenhängt. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die experimentelle Einwirkung, durch welche eine Knospe veranlasst werden kann, sich zu einem Lang- oder Kurztrieb, zur Blüthe oder zum Laubspross, zur Knolle oder beblätterten Trieb, zu letzterem oder einen Dorn auszubilden, keineswegs eine Errungenschaft der Neuzeit, sondern schon seit Knight's Versuchen (denen sich andere anreihen liessen) festgestellt ist“. Gegen diese Bemerkung hat Vöchting sich gewendet (ohne es übrigens für nöthig zu halten, den Autor, dessen Auffassung er bekämpft, zu erwähnen). In seiner Abhandlung „Ueber die Bildung der Knollen“ (Bibliotheca botanica, Heft 4, Cassel 1887) bezeichnet Vöchting den Versuch, Knight den ersten Nachweis der „sogenannten Correlationen“ zuzuschreiben, als einen Irrthum und nimmt für sich in Anspruch, dass er zuerst den wirklichen Be-

1) I. s. Flora 1893 pag. 38.

weis dafür geliefert habe, „dass der Modus der Ausbildung ursprünglich indifferenter Spross- und Wurzelanlagen durch innere Ursachen bedingt wird“. Später gelang es mir, ein Exemplar der selten gewordenen Sammlung Knight'scher Arbeiten zu erwerben, und dies gab mir Veranlassung, meine von Vöchting bekämpfte Auffassung etwas ausführlicher zu wiederholen (Flora 1893 S. 38 ff.). Es geschah dies in durchaus sachlicher Form, unter ausdrücklicher Hervorhebung des Verdienstlichen der Vöchting'schen Arbeiten.

Vor kurzem hat nun Vöchting gegen meine Darlegung eine in gereizter Sprache gehaltene Streitschrift veröffentlicht.[1])

In dieser sucht er zu beweisen, dass ich Knight's Darstellung ganz verkehrt[2]) und oberflächlich beurtheilt habe, und dass Knight sich das Problem der Correlation überhaupt nicht gestellt habe. Dieses Problem bestehe in der Frage: Welche Ursachen bewirken, dass die verschiedenen Spross- und Wurzelformen an den ihnen eigenen Orten entstehen? Diese Frage sei erst durch Vöchting's Untersuchungen beantwortet worden. Wohl aber gibt Vöchting zu, dass Knight eine Compensation angenommen habe, wobei er aber seine Versuche theilweise unrichtig gedeutet habe. Die Thatsache, dass es der Experimentator in seiner Gewalt habe, aus gleichartigen Organanlagen ungleichartige Gebilde hervorgehen zu lassen. sei den Baumzüchtern seit Jahrhunderten praktisch vertraut, auch den Physiologen der älteren Periode wohl bekannt, bei allen aber hinter eigenthümlichen, oft unklaren Vorstellungen über Säftebewegung derartig versteckt gewesen, dass sie in neuerer Zeit wissenschaftlich keine Beachtung gefunden hätten. Meine Behauptung, dass die idealistische Morphologie es gewesen sei, die die Anfänge einer experimentellen Morphologie zurückgedrängt habe, sei unbegründet. Es sei daran wesentlich die einseitige, grosse, wichtige Kapitel der Wissenschaft vernachlässigende Richtung in der Physiologie schuldig, die längere Zeit geherrscht habe. Die formale Morphologie erst habe eine tiefere Erfassung der Pflanzengestalt gegeben. „Auf ihrem Grunde baut eine nur theilweise dankbare Gegenwart weiter“ (a. a. O. p. 105). Was zunächst die letztere Bemerkung betrifft, so kann es

---

1) Hermann Vöchting, Zu T. A. Knight's Versuchen über Knollenbildung. Kritische und experimentelle Untersuchungen. Bot. Zeit. 1895, Heft IV.

2) Auf Vöchting's gegen mich gerichtete persönliche Aeusserungen werde ich weder eingehen noch sie erwidern. Wie es mit der sachlichen Begründung derselben steht, wird aus dem Folgenden von selbst hervorgehen; durch absprechende Bemerkungen wird das Gewicht sachlicher Gründe nicht erhöht.

sich in der Geschichte der Wissenschaft um Gefühlsäusserungen wie Dankbarkeit ebensowenig handeln, wie etwa in der Kunst, sondern lediglich um eine thunlichst objective Würdigung der Bedeutung der Leistungen, eine Würdigung, die natürlich stets abhängig sein wird von dem wissenschaftlichen Standpunkt des Beurtheilers.

Wenn ich auf den Gegenstand hier noch einmal eingehe, so geschieht es nicht, um Vöchting's Ausstellungen zurückzuweisen — jeder, der Knight's Arbeiten zur Hand nimmt, kann selbst beurtheilen, wer Recht hat —, sondern weil es sich bei der ganzen Streitfrage um allgemeine Begriffe handelt, um Worte, die in verschiedenem Sinne angewendet werden, und von denen es daher wünschenswerth erscheint, sie schärfer zu präcisiren und in ihrer geschichtlichen Entwickelung zu verfolgen. Missverständnisse kommen, wie Lichtenberg sagt, meist daher, dass man sich nicht versteht (zuweilen auch nicht verstehen will) und wissenschaftliche Ideen, die plötzlich und unvermittelt wie Pallas Athene aus dem Haupte des Zeus hervortreten, sind äusserst seltene Erscheinungen.

Die Fragen, um die es sich handelt, sind folgende:

1. Was hat man unter Correlation zu verstehen, und in welchem Verhältniss steht die Correlation zur Compensation?
2. Hat Knight Correlationen experimentell bewiesen?
3. Hat die idealistische Morphologie mit dem Zurückdrängen der Anfänge einer experimentellen Morphologie etwas zu thun?

I.

Von „Correlationen" ist in der neueren botanischen Litteratur, soweit ich sehen kann, erst seit meiner Abhandlung vom Jahre 1880[1]) die Rede; wenn es sich darum handelt, meine Behauptung, dass schon Knight das Vorhandensein von Correlationen erwiesen habe, zu bekämpfen, darf ich erwarten, dass man von der Definition von Correlation ausgeht, die ich gegeben habe.

In der genannten Abhandlung heisst es p. 810: „Dass nun die Seitenknospen nicht austreiben, so lange die Gipfelknospe vorhanden ist, resp. kräftig wächst, das hat seinen Grund offenbar in einer Beziehung beider, die ich, ohne damit irgend etwas erklären oder präjudiciren zu wollen, als Correlation des Wachsthums bezeichne." Ein solche Correlation scheint auch zwischen den einzelnen Theilen des Blattes zu bestehen (wobei auf den unten zu besprechen-

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Zeitung 1880 p. 753 ff.

den Fall von Vicia Faba hingewiesen wurde) und die Correlation erstrecke sich nicht nur auf quantitative Veränderungen, sondern auch auf die Form und Ausbildung, wofür eine Anzahl von Beispielen angeführt wurde. Es wurde unter Correlation also verstanden die Thatsache, dass Grösse und Ausbildungsweise eines Organes durch ein anderes bedingt sein kann, oder mit anderen Worten, dass Grösse und Ausbildungsform der Pflanzenorgane keineswegs immer durch Vererbung fixirt sind, sondern vielfach erst im Verlaufe der Entwickelung durch die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Theile bestimmt werden. (Ueber die gegenseitigen Beziehungen etc. p. 4.) Die Methode des Nachweises dieser Beziehungen bestand meist in der möglichst frühzeitigen Entfernung des einen der beiden Organe, deren Beziehungen geprüft werden sollten. Ich habe dabei ausdrücklich hervorgehoben, dass das Princip, welches wir als die Compensation des Wachsthums bezeichnen, mit unter den Correlationsbegriff falle (a. a. O. p. 5), und habe dafür eine Anzahl grossentheils schon in der älteren Litteratur benutzter Beispiele angeführt.

Früher wurde der Ausdruck Correlation mehr in unbestimmtem Sinne gebraucht. So z. B. von Darwin, der sagt[1]): „Alle Theile der Organisation hängen in gewisser Ausdehnung mit einander zusammen oder stehen in Correlation“. . . . Er bezeichnet dann als correlative Variation die Thatsache, dass in einigen Fällen, wenn ein Theil variirt, gewisse andere Theile immer oder fast gleichzeitig variiren, wobei der Zusammenhang, der als Correlation bezeichnet wird, meist dunkel bleibt. Bei Pflanzen werden als derartige Fälle z. B. aufgeführt: dass bei gefüllten Aquilegiablüthen „Staubfäden und Pistille in derselben Manier variiren und die Form und Färbung der Kronenblätter annehmen, dass die Erbsenvarietäten mit purpurnen Blüthen einen purpurnen Fleck auf der Stipula haben etc. Auch in seinem Hauptwerke[2]) bespricht Darwin die „correlative Abänderung“, und hebt hervor, dass dieselbe ein sehr wichtiger, aber äusserst unvollständig gekannter Punkt sei, und führt als auffallendes Beispiel von Correlation an, dass bei vielen Pelargonien die beiden oberen Kronenblätter der centralen Blüthe der Dolde oft die dunkler gefärbten Flecke verlieren, und dass dann auch das anhängende Nektarium gänzlich verkümmere.

1) Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, übersetzt von Carus. Stuttgart 1873. Vol. II pag. 364.

2) Ueber den Ursprung der Arten, deutsche Uebersetzung von Carus. 6. Aufl. p. 168.

In all diesen Fällen ist uns der Zusammenhang der beiden Erscheinungen ganz dunkel, es ist wahrscheinlich, dass nicht die eine von der andern bedingt wird, sondern dass sie nur gleichzeitig von einer uns unbekannten Ursache bedingt werden. Ausser diesen Correlationserscheinungen führt Darwin auch das von Goethe und Geoffroy St. Hilaire aufgestellte Gesetz der „Compensation des Wachsthums“ an, gibt dafür aber aus der Litteratur nur wenige Beispiele an, darunter auch den Knight'schen Versuch. In seinem Hauptwerke sagt er, er könne kaum ein Mittel finden, zu unterscheiden „einerseits zwischen der durch die natürliche Zuchtwahl bewirkten ansehnlichen Vergrösserung eines Theiles und der durch gleiche Ursache oder Nichtgebrauch veranlassten Verminderung eines andern und nahe dabei befindlichen Organes, und andererseits der Verkümmerung eines Organes durch Nahrungseinbusse in Folge excessiver Entwickelung eines andern nahe dabei befindlichen Theiles.“ In manchen Fällen ist nun aber, wie sich gezeigt hat, eine experimentelle Entscheidung der Frage möglich, und da die Pflanzen hiezu besonders geeignete Objecte sind, ist es nicht zu verwundern, dass, wie Darwin hervorhebt, „namentlich Botaniker an seine (des Compensationsgesetzes) Wahrheit glauben“.

Ich möchte desshalb, ohne auf die ältere Litteratur einzugehen, in welcher man vielfach hieher gehörige Anschauungen antreffen kann, nur auf die Behandlung hinweisen, welche die Compensationsfrage (welche, wie oben erwähnt, unter den Begriff Correlation, wie ich ihn gefasst habe, fällt) in unserem Jahrhundert erfahren hat. Es sollten dabei nur einige der wichtigsten Nachweise aus der Litteratur eingeführt werden, wobei sich zeigen wird, dass man später die ganze Frage wieder ausser Acht liess, und es wird zu erörtern sein, woher das rührte.

Es kommen dabei namentlich De Candolle's Ausführungen in Betracht.

Schon in seiner Theorie élémentaire de la botanique — einem Buche, das zu den klassischen Werken der botanischen Litteratur zählt —, macht De Candolle aufmerksam auf die Correlationserscheinungen (pag. 90 der 2. Ausgabe) und zwar bei dem Kapitel der „Avortemens d'organes“. Diese Verkümmerungen können durch äussere Ursachen bedingt werden „mais, parmi les causes intérieures qui empêchent certains organes de se développer, il peut y en avoir qui seront de suites nécessaires de l'accroissement d'une autre partie, et qui par conséquent auront lieu constamment dans un système donné

d'organisation. . . .“ Er erwähnt dann Beispiele von der Fruchtentwickelung, Vaucher's Untersuchungen über die Entwickelung der Baumzweige etc. Ja, er dehnt die Correlationen viel weiter aus, als es uns jetzt berechtigt erscheint, er meint (p. 103), dass die Phyllodien der Acacien durch Abortiren der Lamina übermässig ernährt und dadurch umgebildet werden etc. Aber vorsichtig fügt er hinzu, man könne das Causalverhältniss auch umgekehrt fassen „Sans doute, un jour, la théorie des avortemens, dout nous commençons seulement l'étude raisonnée, sera assez perfaite pour qu'on puisse, dans chaque cas, déterminer lequel de ces deux phénomènes est cause de l'autre: quant à l'époque actuelle, nous ne pouvons qu'indiquer le fait; mais tel qu'il est, ce fait est déjà d'une grande importance pour la classification.“ Später (p. 109) bespricht er die Metamorphosen (Dégenerescence) und bemerkt, dass die Dornmetamorphose in feuchterem Boden unterbleiben könne. Ausführlicher kommt derselbe Forscher in seiner Physiologie végétale auf diese Probleme zurück. (Ich will nicht alle Stellen des Werkes anführen, die darauf Bezug haben, sondern nur das Wichtigste.)

p. 767: „Un arbre, une plante herbacée, se composent d'un grand nombre d'organes vivans implantés sur un tronc auquel arrive une certaine quantité de sève non encore élaborée: chacun de ces organes tend à absorber pour son propre compte une partie de cette sève; il l'attire à lui par son action vitale. Dans cet état des choses, ceux qui, plus favorisés par leur position, jouissent mieux des bienfaits de la lumière et de la chaleur deviennent plus actifs et attirent a eux une partie plus considérable de la sève emmagasinée dans le tronc; ils en privent ainsi leurs voisins et prospèrent à leurs dépens, à ce point que les moins favorisés restent faibles ou même périssent affamés: ce sont la des cas d'avortemens accidentels. Ceux de ces organes actifs qui, par leur position dans la plante même, se trouvent plus avantageusement placés quant à la direction naturelle des sucs, peuvent de même prendre plus d'accroissement, et déterminer sur d'autres des avortemens prédisposés.“

De Candolle führt dann eine Anzahl von Beispielen an, namentlich das Verhalten von Blatt und Achselknospe. So lange ersteres noch jung und auf der Höhe seiner Lebensthätigkeit ist, zieht es den Saft an, und die Achselknospe entwickelt sich fast nicht. Nimmt aber die Lebensthätigkeit des Blattes ab, so kann die Knospe nun wachsen. Das wird dadurch bewiesen, dass, wenn man im Mai oder Juni Bäume entblättert, alle latenten Achselknospen sich

sofort entwickeln. „Ainsi l'action de la feuille arrête pendant quelque temps, dans le cours ordinaire, l'action des bourgeons, et plusieurs de ceux-ci (ordinairement les inferieurs de chaque branche) ne peuvent se développer et avortent sans produire de rameau.“ Die oberen Knospen wachsen mehr, sei es weil sie auf einem „bois plus herbacé“ ruhen, sei es, weil der Saft immer das Bestreben hat, sich nach den Zweigspitzen hin zu begeben; bald ist die Terminalknospe überwiegend, „attire la sève et affame les voisins“, bald leidet die Terminalknospe unter der Concurrenz benachbarter Seitenknospen. Sogar die kümmerliche Ausbildung der Blüthendeckblätter und ihr gänzliches Fehlschlagen bei den Cruciferen werden (wie dies in ähnlicher Weise schon zu Linné's Zeit geschah) auf die starke Anziehung des Saftes durch die Blüthenknospen zurückgeführt; zweifellos sind, wie schon die morphologische Ausbildung der Hochblätter zeigt, hier nicht nur einfache Correlationsverhältnisse im Spiele. Ebensowenig kann das Abwelken der Blumenkronen (épuisement) und der Staubblätter nach der Befruchtung einfach darauf zurückgeführt werden, dass die befruchteten Samenanlagen „tendent à pomper la sève“, schon weil diese Erscheinungen auch an männlichen Blüthen erfolgen. Es sei hier auf einige Versuche von Gärtner[1]) hingewiesen. Er bestäubte Blüthenknospen von Lychnis diurna und Dianthus barbatus, bei welchem Griffel und Narbe zwar entwickelt, die Petala aber noch farblos und ganz von dem Kelche bedeckt waren. Bei einigen schlug die Bestäubung nicht an, aber die Petala entwickelten sich, andere aber setzten kleine und magere Früchte an, während die Petala sich nicht weiter entwickelten. Hier ist eine Beeinflussung der Blumenkrone also in der That vorhanden (betreffs der anderweitigen Versuche verweise ich auf das Original) und ebenso ist bekannt, dass bei einer Anzahl von Pflanzen die Lebensdauer der Corolle durch eine erfolgreiche Bestäubung verkürzt wird (vgl. Gärtner a. a. O. p. 53, wo auch auf Fälle hingewiesen wird, in denen die Dauer der Blumenkrone unverändert ist, gleichviel ob eine Befruchtung stattgefunden hat oder nicht). Ob aber das Absterben der Corolle dadurch erfolgt, dass „bei der natürlichen und vollkommenen Befruchtung der Zug der Nahrungssäfte von ihr abgezogen wird“, wissen wir nicht. Denn es können bei den durch die Befruchtung eingeleiteten Stoffwechselprozessen auch Produkte entstehen, welche desorganisirend auf die Blumenkrone einwirken, wie denn eine solche desorganisirende

1) Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse etc. Stuttgart 1844.

Einwirkung des Pollens auf die Narbe auch von Gärtner[1]) angenommen wird.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu De Candolle's Auffassung zurück, so fasst er das Wesentliche seiner Anschauung in folgendem Satz zusammen (pag. 769): „Ainsi la vie d'un arbre se compose de l'action simultanée de tout ces organes qui, chacun de leur côté, appellent la sève" die Kunst des Baumschnitts beruhe zum grossen Theil darauf, das Gleichgewicht zwischen den verschiedenen Organen aufrecht zu erhalten. Er kommt darauf im dritten Bande seines Werkes zurück (p. 1317 ff.), wo er bemerkt, dass die Organe, welche den Saft am stärksten anziehen, die der Centralachse am meisten genäherten seien, und dass an gebogenen Zweigen mehr Fruchtknospen als an anderen entstehen (pag. 1322), weil die Säfte schwieriger in dieselben „descendent" als in die anderen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die hier dargelegten Anschauungen De Candolle's beeinflusst waren, von denen, welche Geoffroy St. Hilaire ausgesprochen hatte. Geoffroy St. Hilaire wendet auch den Ausdruck „Compensation" an, ob zum erstenmal, bleibe dahingestellt. Sie spielt bei ihm eine wichtige Rolle, namentlich bei der Entstehung verkümmernder Organe „S'il arrive qu'un organe prenne un accroissement extraordinaire, l'influence en devient sensible sur les parties voisines, qui des lors ne parviennent plus à leur état habituel. . . . Elles deviennent comme autant de rudiments qui témoignent, en quelques sorte, de la permanence du plan général".[2]) Er hat diese Erscheinung auch als das „balancement des organes" bezeichnet. Goethe hatte schon 1795 in seiner Schrift „Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie" die Idee eines „haushälterischen Gebens und Nehmens" ausgesprochen, wornach „keinem Theil etwas zugelegt werden könne, ohne dass einem andern dagegen etwas abgezogen werde und umgekehrt". Die schönen Verse, in die er später seine Gedanken darüber gekleidet hat, sind allgemein bekannt.

Kehren wir zu der Botanik zurück, so finden wir, dass De Candolle's Ausführungen nicht ganz auf unfruchtbaren Boden gefallen sind.

---

1) Vgl. Bastardbefruchtung p. 66.

2) Mémoire sur les pièces de la tête osseuses des animaux vertébrés 1809. Vgl. namentlich die lebendige Darstellung der Ansichten Geoffroy St. Hilaire's und seines Streites mit Cuvier bei Perrier, La philosophie zoologique avant Darwin 2. éd. pag. 92 ff.

Moquin-Tandon hat in seinen „éléments de tératologie végétale“ den „balancements organiques“ ein besonderes Kapitel gewidmet, das sich an die Ausführungen von De Candolle anschliesst. Wie dieser hebt er hervor, dass es meist sehr schwer sei, „de reconnaître, parmi les deux phénomènes, celui qui est la cause ou celui qui est l'effet“. Er hat z. B. ein Exemplar von Vicia Faba beobachtet, dessen Stipulae eine anorme Vergrösserung erfahren hatten „elles s'étaient changées en limbes foliacées ovalaires, demi-sagittés et légèrement sinueux; en même temps les limbes des feuilles ordinaires avaient disparu complétement. On sait que, dans leur état normal, les stipules et les feuilles du Lathyrus Aphaca présentent une inégalité d'accroissement tout a fait analogue“. Ich habe experimentell gezeigt, dass man durch frühzeitige Entfernung des Laubblattes in der That eine sehr beträchtliche Vergrösserung der Nebenblätter herbeiführen kann, dass man also in diesem Falle wirklich nachweisen kann, was Ursache und was Folge ist. Dass das Correlationsverhältniss zwischen Blattspreite und Nebenblättern nicht bei allen Pflanzen nachweisbar ist, wurde an dem Beispiel von Phaseolus multiflorus gezeigt. Kronfeld[1]) hat diese Versuche später wiederholt und auf andere Pflanzen ausgedehnt. Bei Pisum sativum ergab (mit einzelnen Ausnahmen) die Entfernung des Laubblattes eine Vergrösserung der Nebenblätter um durchschnittlich 50—100 %, dagegen war bei einer Anzahl von Pflanzen, bei denen die Nebenblätter sich ähnlich verhalten wie die von Phaseolus, d. h. klein sind, nur als Schutzorgane dienen und normal an der Assimilationsarbeit nicht theilnehmen, keine Vergrösserung der Nebenblätter zu erzielen. Es ist, wie auch Kronfeld hervorhebt, sehr wohl möglich, dass das negative Resultat in diesen Fällen darin begründet ist, dass derartige Nebenblätter in dem Entwickelungsstadium, in welchem die Spreite entfernt wurde, ihre Vergrösserungsfähigkeit schon eingebüsst hatten, während diese bei den viel grösseren Nebenblättern von Vicia Faba und Pisum länger andauert. Von teleologischem Standpunkt aus würde man sagen können, dass die Vergrösserung der Nebenblätter einen Ersatz für die abgeschnittenen Laubblätter bilde, und dass zu einem solchen Ersatz nur Blatttheile fähig seien, die ohne-

---

1) Kronfeld, Ueber die Beziehungen der Nebenblätter zu ihrem Hauptblatte. Ein Beitrag zu Goebel's „Correlation des Wachsthums“ (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien 1887). (Vgl. auch Bot. Zeit. 1886 Nr. 50.) Schon der Titel dieser Abhandlung zeigt, dass von „Correlation“ in dem angegebenen Sinne vor meiner Arbeit nicht die Rede war.

dies schon als Assimilationsorgane in Betracht kommen. Indess wäre damit wenig gewonnen. Für die erstgenannte Fassung spricht auch die von Kronfeld angeführte Beobachtung, dass Laubblätter von Pirus Malus, die einen grösseren oder kleineren Spreitendefekt zeigten, vergrösserte Nebenblätter aufwiesen. Künstlich liess sich dies dagegen nicht erzielen, mit Ausnahme eines Falles, offenbar weil die Wegnahme des Laubblattes in einem zu späten Entwickelungsstadium erfolgte.

Daran sei die Erwähnung einiger anderer Versuche angeschlossen, die zeigen, dass zwischen Compensation und qualitativer Beeinflussung durch Correlation sich keine Grenze ziehen lässt.

Es handelte sich dabei um die rudimentär ausgebildeten Blätter, Primärblätter, die sich an der Basis der Keimsprosse von Vicia Faba in Gestalt dreizähniger Schuppen finden. Ich habe nachgewiesen, dass diese Primärblätter Hemmungsbildungen darstellen. Die Laubblattanlage bleibt auf einer Stufe stehen, auf der die Anlage der Spreite (aber auch ungegliedert) und der Nebenblätter vorhanden sind.

Sie erfährt aber normal keine weitere Gliederung mehr, sondern nur noch eine Vergrösserung, und dient wesentlich als Knospenschutzorgan. Derartige Primärblätter kann man aber veranlassen sich zu Laubblättern auszubilden, und es lassen sich eine Reihe von Uebergangsstufen erzielen. Dass zwischen quantitativer und qualitativer Correlation sich eine Grenze nicht ziehen lässt, erklärt sich leicht, wenn man die Metamorphosen als reale fasst. Jede Umbildung besteht, wie ich früher ausgeführt habe, darin, dass ein Organ auf bestimmter Entwickelungsstufe stehen bleibt, und dann eine Aenderung des Entwickelungsganges erfährt. Darauf wird unten zurückzukommen sein, wenn es sich darum handelt, den Begriff „indifferente Anlagen“ näher zu erörtern. Hier sei nochmals betont, dass zwischen quantitativer und qualitativer gegenseitiger Beeinflussung eine Grenze sich nicht ziehen lässt, und dass ich eben desshalb die „Compensation“ nur als einen Specialfall der Correlation bezeichnet habe.

Es wird nicht nöthig sein, weitere historische Belege beizubringen. De Candolle hat unter dem, was ich als Correlation bezeichnet habe, genau dasselbe verstanden wie ich: die Thatsache, dass die Entwickelung eines Organes durch ein anderes beeinflusst werden kann, die Organanlagen erscheinen als Wettbewerber um die im ganzen Organcomplex vorhandenen Bildungsstoffe. Diese Anschauung war bei De Candolle nicht „versteckt hinter eigenthümlichen, oft unklaren Vorstellungen über Säftebewegung“ (cfr. Vöchting), sondern klar und deutlich ausgesprochen.

II.

Aus dem Vorstehenden wird hervorgehen, wie man sich zu verschiedenen Zeiten die gegenseitige Beeinflussung der Pflanzenorgane, die ich als Correlation bezeichnet habe, vorgestellt hat. Die Frage ist, ob Knight eine solche Beeinflussung nachgewiesen hat oder nicht, ob er wusste, dass man durch Wegnahme eines Organes die Entwickelung eines andern beeinflussen kann. Hat er dies nachgewiesen, so hat er dadurch Correlationen experimentell erwiesen. Ich habe dies behauptet, Vöchting hat diese Behauptung früher wie jetzt als einen Irrthum bezeichnet. Wie wenig treffend seine Ausführungen sind, geht sofort aus dem Eingang derselben hervor (a. a. O. p. 81). Ich hatte erwähnt, dass Knight durch experimentellen Nachweis der Correlationen sich auch um die Morphologie sehr bedeutende Verdienste erworben habe, die Vöchting ihm abspreche. Darauf führt Vöchting eine Anzahl von Aeusserungen an, die sich auf die Anerkennung von Knight's experimentell-physiologischen Arbeiten beziehen. Was haben diese mit der Morphologie zu thun?

Darauf gibt Vöchting eine ausführliche Darstellung von Knight's Ansichten über Säftebewegung. Diese stehen zu der hier behandelten Frage nur in ganz indirecter Beziehung. Knight's Ansichten über Säftebewegung sind der Hauptsache nach ebenso veraltet, wie seine Auffassung des Geotropismus. Auch unsere heutigen Anschauungen darüber werden eines Tages veraltet erscheinen. Der einfache Nachweis der Thatsache, dass eine gegenseitige Beeinflussung der Organe stattfindet, wird aber dadurch in keiner Weise alterirt. Nach Vöchting soll ich Knight's Ansichten in einem Punkte unrichtig wiedergegeben haben. Ich habe Knight's Ausdrücke „true sap" und „ascending sap" unter dem Ausdruck „bestimmte Substanzen" zusammen gefasst. Diesen Ausdruck hat Vöchting, wie es scheint, dahin missverstanden, dass er meint, ich habe Knight die Ansicht zugeschrieben, dass für die Bildung der einzelnen Organe besondere Bildungsstoffe erzeugt werden. Nirgends in meiner kurzen historischen Darstellung findet sich ein Grund zu dieser Unterstellung. Es ist mir nicht eingefallen, Knight als den Urheber der Anschauungen zu betrachten, die Sachs später über den Zusammenhang von Stoff und Form der Pflanzenorgane entwickelt hat. Nirgends habe ich angegeben, dass Knight angenommen habe, dass zur Knollenbildung andere Stoffe erforderlich seien, als zur Blüthenbildung. Ich habe ausdrücklich (a. a. O. p. 39) erwähnt, dass Knight annahm, dass „die besonders früh sich entwickelten Knollen auch

den Theil der plastischen Substanz, des true sap, an sich rafften, welcher sonst zur Erzeugung von Blüthen und Samen verwendet wird.“ Die Polemik dagegen steht also vollständig in der Luft.

Dass Knight's Anschauungen über Saftbewegung grob mechanische waren, war mir wohl bekannt. Aber ich hatte keine Veranlassung darauf einzugehen. Denn Knight selbst legt auf diese Anschauungen kein so grosses Gewicht, wie es nach Vöchting's Darstellung scheinen möchte. Er ist sich des Hypothetischen seiner Anschauungen wohl bewusst, und äussert sich auch nicht stets in derselben Weise darüber. So sagt er z. B. (a. a. O. p. 160): Whatever be the machinery by which the sap of trees is raised to the extremity of their branches, it is obvious that this machinery is first put into action by the stems and branches and not by roots“ und beweist dies damit, dass ein mit der Unterlage verwachsenes Edelreis „wholly regulates the season and temperature, in which the sap is put in motion, in perfect independence of the habit of the stock; whether those be late or early.“ Das Edelreis setzt also die „Maschinerie“ in Bewegung, und wenn alle Zweige eines Baumes mit Ausnahme eines einzigen beschattet sind, so meint von diesem Knight, dass er „attracts to itself a large portion of the ascending sap[1]), wich it employs in the formation of leaves and vigorous annual shoots, whilst the shaded branches become long guid and unhealthy“. „The motion of the ascending current of the sap appears therefore to be regulated by the ability to employ it.“ Ebenso nahm Knight an, dass die Knollen der frühen Kartoffelvarietät das Blühen verhindern, „drawing off that portion of the true sap which in the ordinary course of nature it employed in the formation and nutrition of blossoms.

Nachdem Vöchting Knight's Anschauungen über Säftebewegung dargelegt hat, würde man erwarten, dass nun die eigentliche Widerlegung meines „Irrthums“ beginne. Leider findet sich davon ausser einigen allgemeinen Bemerkungen nichts. Es sei desshalb hier kurz Folgendes hervorgehoben: Knight hat nachgewiesen:

1. man kann die sonst zu Knollen sich entwickelnden Sprosse zwingen, sich zu Laubsprossen auszubilden, wenn man den auf

1) Man vergleiche damit Vöchting's Bemerkung „Druck und Zug sind somit für ihn (Goebel) gleich“. Knight hat in der That, wie aus den obigen Stellen hervorgeht, auch eine Anziehung des Saftes durch die Sprosse angenommen, wenn er auch bei den „leading buds“ nicht davon spricht.

steigenden Saft in sie leitet (was, wie wir wissen, erfolgt durch Entfernung der oberirdischen Sprosse);

2. man kann an oberirdischen Sprossen Knollenbildung hervorrufen durch Entfernung der Knollenansätze;
3. nahm Knight an, dass zwischen Knollen und Blüthenbildung eine quantitative Correlation besteht. Diese Annahme gibt Vöchting zu, bestreitet aber deren Richtigkeit.

Alle diese Punkte zeigen, dass Knight eine gegenseitige Beeinflussung der Organe, eine Correlation nachgewiesen hat. Wenn Vöchting meint (a. a. O. p. 58): „Wenn Knight die fragliche Correlation hätte nachweisen wollen, dann hätte er die directe Frage stellen müssen: Welche Ursachen bedingen, dass die verschiedenen Spross- und Wurzelformen an den ihnen eigenen Orten entstehen?“, so ist dies eine andere, viel allgemeinere Fassung des Correlationsbegriffes, als die, von der ich ausgegangen bin, und auf Grund deren meine von Vöchting bestrittenen Angaben über das Verhältniss Knight's zu den Correlationen gemacht sind.[1])

Ich habe dann aus der Litteratur noch einige andere Fälle von Correlationen angeführt, von denen ich nur einen hier noch einmal kurz erwähnen will, um zu zeigen, dass bei Vöchting betreffs desselben das gleiche Missverständniss herrscht wie betreffs seiner Ausführung über Knight. Dieser Fall ist der der Kurztriebe von Pinus. „Dass man einen Kurztrieb einer Kiefer nöthigen kann — sagte ich —, sich zu einem Langtrieb zu entwickeln ist eine alte Erfahrung“ (angeführt bei Hofmeister „Allgem. Morphologie“ p. 606). Darauf meint Vöchting, ich hätte aus seiner Arbeit ersehen können, dass „ähnliche Dinge schon Malpighi bekannt waren“. Nun, eben desshalb ist es eine alte Erfahrung! Ich hätte, meint Vöchting, ferner sehen können, wie man sich diese Erscheinungen erklärte, „dass speciell Hofmeister die fraglichen Erscheinungen sämmtlich als eine Wirkung der Schwerkraft auffasste“. Ueber die Auffassungen meines unvergesslichen Lehrers mich aus Vöchting's Arbeiten zu belehren, würde ich selbst dann nicht nöthig haben, wenn Hofmeister's Schriften mir unzugänglich wären. Hofmeister

1) Im Uebrigen verweise ich auf meine früher aus Knight gegebenen Citate. Vöchting führt als Beispiel, wie leicht ich es mir mit meinen Angaben mache, an, dass ich erwähnt habe, es seien nicht alle Angaben Knight's von ihm citirt. Die wichtigste davon sei aber von ihm an dem Orte, „wohin sie gehört“, besprochen. Warum ich auf diese Stelle besonderes Gewicht lege, geht aus meiner früheren Mittheilung hervor. Thatsache ist, dass Vöchting sie da, wo er von Knight's Verhältniss zu den Correlationen spricht, also an dem Orte, wohin sie meiner Ansicht nach „gehört“, nicht anführt.

hat die Verschiedenheit zwischen Langtrieben und Kurztrieben der Kiefer auf die Verschiedenheit ihrer Stellung zur Lothlinie zurückgeführt. Aber nicht darauf kommt es hier an, sondern darauf, ob er eine Beeinflussung der Organe angenommen hat, oder nicht. Setzen wir voraus, seine Anschauung sei richtig, so ist damit eine Correlation noch lange nicht ausgeschlossen. Ist sie nicht vorhanden, so ist das ganze Organsystem ein starres, von vornherein bestimmtes. Ist sie aber da, so kann durch Entfernung eines Organes ein anderes in die Lage versetzt werden, dass es unter dem Einfluss der Schwerkraft seine Form ändert. Und dies ist in der That der Fall, denn die „alte Erfahrung", auf die ich mich bezog, ist die: „Wird eine junge Kiefer des Wipfels beraubt, so entwickelt sich unter Umständen einer der kurzen, grüne Blätter tragenden Seitenzweige zu einem neuen Gipfeltriebe, die Bildung schuppenförmiger Blätter tritt an ihm, gleichzeitig mit plötzlicher Steigerung des Dickenwachsthums, aber erst nach erfolgter Aufwärtskrümmung und Annehmen senkrechter Stellung, ein". Die „Auslösung" des ganzen Vorganges besteht in der Wegnahme eines Organs, genau ebenso, wie bei meinen Versuchen über Blattumbildung, oder früher in den von mir auch angeführten Sachs'schen Wurzelversuchen. Dass Hofmeister's Anschauungen über den Einfluss der Schwerkraft und anderer äusserer Agentien auf die Gestaltungsverhältnisse viel zu weitgehende waren, bezweifelt heute niemand mehr. Aber sie waren trotzdem von weittragender Bedeutung, da sie in schärfstem Gegensatz stehen zu den Anschauungen der idealistischen Morphologie, von der ich behauptet hatte, dass sie die Anfänge einer experimentellen Morphologie [1]) zurückgedrängt und seit 50 Jahren statt neuer Gedanken nur neue Namen hervorgebracht habe.

III.

Vöchting meint, „die letztere Behauptung bedarf für jeden mit der Geschichte unserer Wissenschaft einigermassen Vertrauten

1) Morphologie und Physiologie sind selbstverständlich nur künstliche Kategorieen. Es wäre unberechtigt, sie nach den angewandten Methoden zu trennen und Physiologie den Theil der Botanik zu nennen, der experimentelle Untersuchungen ausführt. Für mich ist Morphologie diejenige Forschungsrichtung, die sich mit den Gestaltungsproblemen beschäftigt, ganz gleichgiltig, ob sie dabei entwickelungsgeschichtlich, vergleichend oder experimentell vorgeht. Damit ist schon angedeutet, dass der Einwand, es sei vielmehr eine einseitige Richtung der Physiologie gewesen, welche das Zurückdrängen der experimentellen Morphologie bedingt habe, für mich durchaus keine Bedeutung hat.

keiner Erörterung“ (p. 91 a. a. O). Hierin bin ich mit Vöchting ganz einverstanden. Die „Geschichte unserer Wissenschaft“ zeigt in der That die Richtigkeit meiner Behauptung. Vöchting ist natürlich anderer Ansicht. Leider hat er es aber versäumt, anzuführen, wo die seit 1843 von der idealistischen Morphologie hervorgebrachten neuen Gedanken zu finden sind.

Zunächst sei hervorgehoben, dass idealistische und formale Morphologie nicht identisch sind. Die formale Morphologie ist die Richtung, welche, von der Function der Organe ganz absehend, lediglich ihre Stellung, Anlegung und Homologie ins Auge fasst. Diese Richtung halte ich für eine historisch nothwendige Uebergangsstufe zu einer tieferen Erfassung der Gestaltbildung [1]). Nicht so die idealistische, von Goethe wesentlich begründete, später in hervorragender Weise von C. Schimper und A. Braun vertretene. Es handelt sich dabei natürlich um die allgemeinen Anschauungen, die Gedanken, nicht um die höchst werthvollen Einzeluntersuchungen, welche wir namentlich A. Braun verdanken. Die Begriffe „Verjüngung“ und „Individuum“ dagegen sind für mich keine neuen Ideen, sondern Namen, die der Wissenschaft nichts genützt haben. Die Grundanschauungen der idealistischen Morphologie [2]) beziehen sich namentlich auf zwei Probleme: Die Metamorphosenlehre und die Spiraltheorie. Beide standen vor 50 Jahren schon fest; uns interessirt hier nur die Metamorphosenlehre; es wird hier aber kurz zu erörtern sein — denn eine ausführliche Darstellung würde zu einem Buche anschwellen —, wie speciell die erstere, die hier in Betracht kommt, aufgefasst wurde, und wie sie auf die Entwickelung oder Nichtentwickelung einer experimentellen Morphologie einwirken konnten. Es wird sich dabei zugleich Gelegenheit ergeben, auf den Begriff „indifferente Anlagen“ einzugehen und die Grundlosigkeit einer weiteren gegen mich gerichteten Bemerkung Vöchting's nachzuweisen.

Die Metamorphosenlehre ist bekanntlich ausgegangen vom „Blatt“, und Goethe hat das unbestreitbare Verdienst, die Aufmerksamkeit der Botaniker auf das Metamorphosenproblem gelenkt zu haben, obwohl er keinesweg der Urheber desselben war.

Der Begriff Metamorphose, um den es sich handelt, ist für die deutsche Sprache wenigstens unglücklich bezeichnet. Man nimmt

1) Starr festgehalten, kann sie hemmend wirken; darauf bezog sich die oben citirte Anmerkung meines Vortrags.

2) Man vergl. die bekannte glänzende Darstellung und Kritik bei Sachs, Geschichte der Botanik p. 167 ff.

nämlich unwillkürlich Worte, die aus einer fremden Sprache stammen, leicht für etwas Geheimnissvolles, Autoritatives, das man einer genauen Prüfung viel weniger unterzieht, als ein Wort der eigenen Sprache. Und gerade das Wort „Metamorphose“ zeigt uns dies ganz besonders deutlich. Man beruhigte sich in den allermeisten Fällen damit, von einer Metamorphose zu sprechen, ohne zu fragen, was das denn eigentlich für ein Vorgang sei.

Ich habe in der Einleitung zu meiner „Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane“[1]) versucht, die wesentlichen Momente in der Entwickelung des Metamorphosenbegriffes hervorzuheben. Man hatte frühe schon erkannt, dass die Theile der Blüthe, welche wir als Kelch, Blumenkrone, Staubblätter, Fruchtblätter bezeichen, in manchen ihrer Eigenschaften mit den grünen Laubblättern übereinstimmen, und ebenso ergab sich dasselbe für manche Ranken, Schuppen, Dornen. Damit waren Organe der verschiedensten Function unter einen Begriff gebracht, den des Blattes. Viele Dornen, Ranken, Knollen liessen sich als Sprosse erkennen, andere Dornen, Knollen, ja sogar blattartige Organe stellten sich als Wurzeln heraus. So kam es, dass man alle Organe der höheren Pflanzen zurückführte auf Sprosse, Blätter, Wurzeln, wozu manche noch die Haare fügten. Eine klare Vorstellung über das gegenseitige Verhältniss dieser Organe aber war damit noch nicht gegeben, man erweiterte nur den Begriff „Blatt“, indem man von der Function der Organe ganz absah und nur ihre seitliche Stellung am Stamm, begrenztes Wachsthum u. a. als wesentlich betrachtete.

Damit war man zu einer rein formalen Auffassung der Pflanzenorgane gelangt, während uns die Natur selbst deutlich zeigt, dass die Form bedingt ist durch die Function. Diese formale Auffassung nun hat sich nach zwei Richtungen hin bewegt, die aber beide ihre Wurzel in der Denkweise der idealistischen Morphologie haben. Diese fasst als das Wesentliche auf die Idee des Blattes, die in den einzelnen Blattformationen ihre Verwirklichung findet. Eine wirkliche Umwandlung gibt es für sie nicht, sie operirt mit einer Abstraction, einem Begriff; damit aber ging es, wie Goethe bei anderer Gelegenheit sagt, so, „dass immerfort wiederholte Phrasen sich zuletzt zur Ueberzeugung verknöchern und die Organe des Anschauens völlig verstumpfen“. Dass jemand, der auf diesem Standpunkt steht, keine Veranlassung finden kann, sich mit einer experimentellen Frage-

1) Schenk, Handbuch der Botanik III. Bd. 1. Th. — Vgl. auch meine Abhandlung: On metamorphosis in plants, science progress April 1895.

stellung betreffs der Metamorphose zu befassen, braucht nicht näher ausgeführt zu werden. Es gilt hier dasselbe, was Sachs über die Spiraltheorie sagt (a. a. O. p. 181): „Es ist auch hier die idealistische Auffassung der Natur, die von dem Causalnexus nichts wissen will, weil sie die organischen Formen für immer wiederkehrende Nachbildungen ewiger Ideen nimmt, und, diesem platonischen Gedankenkreise entsprechend, die Abstractionen des Verstandes mit dem objectiven Wesen der Dinge verwechselt.“[1]) Aber auch die formale Umbildung war ihr fremd. Es sei nur ein, mir naheliegendes konkretes Beispiel angeführt. De Candolle hatte die Schuppen, die man später Niederblätter nannte, aufgefasst als „des rudiments de feuilles avortées ou d'organes analogues, tels que des stipules, des bractées ou des sépales“ (Organogr. végétale II p. 208) und er hat ferner auch darüber sich geäussert, welchen Theilen eines Blattes die Knospenschuppen, wie wir uns heute ausdrücken würden, homolog sind. Darnach unterscheidet er bourgeons foliacés, pétiolacés und stipulacés. Ohne Zweifel war seine Auffassung noch nicht in allen Einzelnheiten sichergestellt. Aber sie beruht — obwohl sie zunächst eine rein formale ist — auf einer gesunden Naturauffassung und bedurfte wesentlich nur der Ergänzung durch die Entwickelungsgeschichte und das Experiment. Hat die idealistische Morphologie diese genetischen Beziehungen zwischen den Knospenschuppen und anderen Blattorganen erkannt und weiterentwickelt? Nein. Sie begnügt sich mit Aufstellung einer Anzahl von Blattformationen, in denen die „Idee“ des Blattes in die Erscheinung tritt. Das Wesentliche ist ihr der Begriff Blatt, nur er ist es, der in den verschiedenen Metamorphosenstufen sich in verschiedener Ausbildungsform manifestirt, eine Umbildung gibt es nicht. Die idealistische Morphologie ist für mich nicht ein „grosser, geistiger historisch nothwendiger Entwickelungsprocess“, sondern ein Irrweg, der hätte vermieden werden können, und der von den Anfängen einer experimentellen Morphologie weit ablenkte. Ich habe keine Veranlassung hier auf andere Begriffsconstructionen dieser Richtung, wie z. B. die „Typen“, einzugehen, da dieselben mit der Correlationslehre in keinem engeren Zusammenhange stehen. Dagegen ist im Anschluss an die Metamorphosenlehre hier auch der Begriff „indifferente Anlagen“ zu besprechen. Diese Bezeichnung habe ich als eine „wesenlose Abstraction“ bezeichnet, was Vöchting als Kennzeichnung des Tones anführt, „der das Goebel'sche Schriftstück

1) Ganz ebenso äusserte sich später Schwendener, Mechan. Theorie der Blattstellungen p. 1.

durchweht.“ Ich will mich auf diese persönliche Bemerkung nicht weiter einlassen, jeder Leser wird selbst beurtheilen können, welches der Schriftstücke der sachlichere Ton „durchweht“. Ich habe bei verschiedenen Gelegenheiten hervorgehoben, dass und warum es indifferente Anlagen für mich nicht gibt. Es gibt nach meiner Auffassung keine indifferenten Blattanlagen, die zu dem oder jenem werden können; alle Metamorphose ist eine wirkliche Umbildung, die selbstverständlich nur vor sich gehen kann, so lange noch die Möglichkeit dazu vorhanden ist. Wenn ich von ursprünglich gleichartigen Anlagen an der von Vöchting citirten Stelle spreche, so bedeutet das etwas ganz anderes, als die „indifferenten“ Anlagen. Gleichartig sind z. B. sämmtliche Anlagen von Laubblättern, Niederblättern, Hochblättern, nicht weil sie „Blattanlagen“ sind — das ist eine wesenlose Abstraction —, sondern weil sie Laubblattanlagen sind, Gebilde von ganz bestimmter stofflicher Beschaffenheit und Entwickelungsnorm. War es doch gerade der Zweck der vor 16 Jahren ausgeführten Untersuchungen über Niederblattbildung zu zeigen, dass eine wirkliche Umbildung vorkommt, und jeder, der diese Ausführungen einigermaassen aufmerksam gelesen hat, wird — mag er nun damit einverstanden sein oder nicht — gesehen haben, was ich unter „gleichartigen“ Anlagen verstehe.

Die Annahme indifferenter Anlagen betrachte ich als eine Nachwirkung der idealistischen Morphologie. Sie ist die zweite der oben angeführten Richtungen, die „Differenzirungstheorie“. Dies tritt besonders deutlich hervor in einer Aeusserung von Frank,[1]) der meine Auffassung der Umbildung verwirft, und meint, es werde damit der alten Unklarheit des unseligen Wortes Metamorphose leicht wieder Thür und Thor geöffnet. „Wenn die Anlage eines Blattes oder Blatttheiles, die sich sonst zu einem Laubblatt entwickelt, durch äussere Bedingungen veranlasst werden kann, sich in Form eines Niederblattes oder eines Sporophylls auszubilden, so geht doch daraus nur hervor, dass eine Blattanlage sowohl zu dem einen, wie dem anderen Organ werden kann; aber dies ist doch keine reale Verwandlung des einen Organs in ein anderes, denn es sind immer indifferente, aus embryonalem Gewebe bestehende Anlagen, die entweder zu einem Laubblatt, oder zu einem Niederblatt, oder zu einem sporenbildenden Blatte etc. werden, aber wenn sie einmal eines davon geworden sind, niemals mehr etwas anderes werden können.“ Dasselbe

1) Lehrbuch der Botanik II, p. 14.

meint wohl Vöchting wenn er sagt (a. a. O. p. 82): „dazu sei bemerkt, dass die Unterscheidung zwischen differenzirten und nicht differenzirten Anlagen, die ich, um nicht immer gleichlautende Ausdrücke zu gebrauchen (sic!), bald in der genannten Art, bald als gleichwerthig, ungleichwerthig, gleichartig, ungleichartig, different, indifferent bezeichnet habe, für den Experimentator unerlässlich ist und sich von selbst ergibt. Nur aus noch nicht differenzirten Anlagen vermag er verschiedene Produkte hervorgehen zu lassen; schon differenzirte kann er entweder gar nicht mehr, oder nur in sehr beschränktem Maasse verändern". Leider spricht sich Vöchting nicht darüber aus, was eine „differenzirte" Anlage ist, und woran man sie von einer „noch nicht differenzirten" unterscheiden kann. Eine Blüthenanlage z. B. kann man als solche schon erkennen vielfach ehe an der Blüthenachse Anhangsgebilde entwickelt sind. Man kann sie aber noch beträchtlich verändern, d. h. zur Vergrünung bringen[1]) wenn die Fruchtblätter schon angelegt sind. Ich möchte desshalb auf das Frank'sche Beispiel zurückkommen.

Hiebei ist zweierlei zu unterscheiden. Ein ganz fertiges Organ kann sich natürlich weiter nicht verändern, das hat auch niemand behauptet, sondern nur eine Organanlage. Wenn man aber von „Blattanlagen" spricht, so ist zu bemerken, dass hier dieselbe Abstraction wie bei der idealistichen Morphologie vorliegt. Dieser Allgemeinbegriff hat keine reale Existenz; ebensowenig als es in der Natur „Blätter" gibt, sondern nur Laubblätter, Staubblätter, Fruchtblätter, d. h. Organe bestimmter Function und Form, ebensowenig gibt es auch Blattanlagen indifferenter Natur. In welchen Stadium der Entwickelung soll denn die Differenzirung einsetzen? Die Entwickelung besteht doch aus einer Reihe gesetzmässig bedingter Prozesse, die aber durch äussere oder innere Factoren abgeändert werden können.

Der Ausdruck „indifferente Anlage" kann wohl nur den Sinn haben, dass entweder alle Pflanzenorgane oder doch bestimme Organkategorien ursprünglich gleichartig seien und in dieser Beziehung noch den Charakter des embryonalen Gewebes theilen, dessen Auswüchse sie darstellen. Gegen eine derartige Auffassung lässt sich aber, ganz abgesehen von allgemeinen Erwägungen, auf welche zurückzukommen sein wird, eine Reihe von Einwürfen geltend machen.

---

1) So bei den bekannten Peyritsch'schen Phytoptus-Versuchen, die ich zusammen mit dem Berichte über eigene Untersuchungen später behandeln werde.

Wir können an einem Spross die „scheinbar indifferenten“ Anlagen von Blatt und Seitenspross schon durch die Stellung unterscheiden. Es ist kein Fall bekannt geworden, in dem ein durch seine Stellung als Blattanlage charakterisirter Höcker zu einem Spross oder umgekehrt geworden wäre, obwohl das Beispiel von Utricularia uns zeigt, dass die Grenze zwischen Blatt und Spross verwischt werden kann. Wären die Anlagen aber im ersten Stadium indifferent, so würde zu verwundern sein, dass nicht einmal ein scheinbar lediglich durch seine Stellung als Sprossanlage charakterisirter Höcker Blattnatur annähme. Man wird also zugeben, dass die Anlagen von Blatt und Spross schon von vornherein different sind, und könnte die Indifferenz lediglich beschränken auf die Organkategorien. Diese aber sind, wie wir gesehen haben, keine real existirenden Dinge, sondern Abstractionen. Zudem zeigt uns die directe Beobachtung, dass die Ausbildung eines Organes sich während seiner Bestimmung ändern kann; wenn bei der Bildung eines Niederblattes die Blattspreite verkümmert, so haben wir doch nicht mehr etwas Indifferentes vor uns, sondern eine Aenderung des Entwickelungsganges. Die Natur hat die Blattspreite, die verkümmert, doch nicht zur Verzierung gebildet! Diese Spreitenanlage könnte sich, wie der Versuch gezeigt hat, wirklich ausbilden zu einem Organ bestimmter Function. Für diese Function ist die Gestalt der Spreite, wenn wir es teleologisch ausdrücken wollen, gemacht. Diese Gestalt aber wird erreicht durch einen Entwickelungsvorgang, bei dem jede Stufe bedingt ist durch die vorhergehende. Wenn nun ein Theil einer Organanlage, der an und für sich entwickelungsfähig wäre und durch seine Gestaltung schon den Stempel eines für eine bestimmte Function sich entwickelnden Organes trägt, verkümmert, so ist das eine Aenderung des Entwickelungsganges, eine Umbildung, und zwar hängt diese Aenderung zusammen mit einer Aenderung der Function. Bei jeder „Metamorphose“ handelt es sich, nach meiner Auffassung, um eine Functionsänderung. Diese Functionsänderung kann auf zweierlei Weise erfolgen: entweder folgen die beiden Functionen zeitlich wirklich aufeinander, oder die Aenderung tritt schon sehr viel früher ein, so dass sie nur an der Gestaltänderung und in extremen Fällen nur noch durch vergleichende Betrachtung zu erkennen ist. Ich habe für den ersteren Fall früher einige Beispiele angeführt: die Anschwellung des basalen Theiles der Lilium-Laubblätter zu Zwiebelschuppen, die Umbildung der Blattstiele von Quisqualis sinensis zu Kletterhaken, der Rhachis von Astragalus- und Caragana-Arten zu Dornen. „Vorausgesetzt nun, die Anlagen der

Fiederblättchen eines Astragalusblattes — dessen Spindel zum Dorn wird — fielen vor ihrer Entfaltung ab: würde diess dann keine wirkliche Umbildung sein? Was wir den fertigen Zustand eines Blattes nennen, ist nur das Endglied einer Entwickelungsreihe, und es würde irrig sein, den fertigen Zustand als den allein in Betracht kommenden anzusehen. Jede der Entwickelungsstufen ist vielmehr als das Resultat der vorhergehenden zu betrachten; wenn man eine Blattanlage als eine Masse indifferenter Zellen betrachtet, so heisst das nichts weiter als überhaupt in Abrede stellen, dass die Entwickelungsvorgänge causal mit einander verknüpft sind. Der ganze Entwickelungsgang vom Anfang bis zum Ende gibt die wesentliche Charakteristik eines Organes. Die Art und Weise der Entwickelung desselben hängt ab von seiner materiellen Beschaffenheit, mögen wir dieselbe nun in der chemischen Zusammensetzung oder der Anordnung der Micellen begründet finden".

Es ist wohl nicht nothwendig, weiter auf diese Fragen hier einzugehen.[1]) Warum indifferente Anlagen für mich wesenlose Abstractionen, ein Erbstück der idealistischen Morphologie sind, und inwiefern ich von gleichartigen Organanlagen sprechen kann, wird der Leser trotz Vöchting's „Ueberraschung" gesehen haben. Seine sachlicher Begründung entbehrenden Einwürfe und Vorwürfe, sowie die Art, wie er denselben Ausdruck gibt, zeigen mir nur, dass er nicht nur betreffs einiger allgemeiner Fragen und der geschichtlichen Entwickelung derselben, sondern auch betreffs der Art und Weise, wie eine wissenschaftliche Discussion zu führen ist, andere Anschauungen hat als ich.

München, Juli 1895.

---

1) Es sei auf die angeführten Abhandlungen und eine, bei anderer Gelegenheit zu gebende, ausführliche Darstellung des Gegenstandes verwiesen.

Litteratur.

Dr. E. Loew, Einführung in die Blüthenbiologie auf historischer Grundlage. Mit 50 Abbildungen. Berlin, Ferd. Dümmlers Verlagsbuchhandlung 1895.

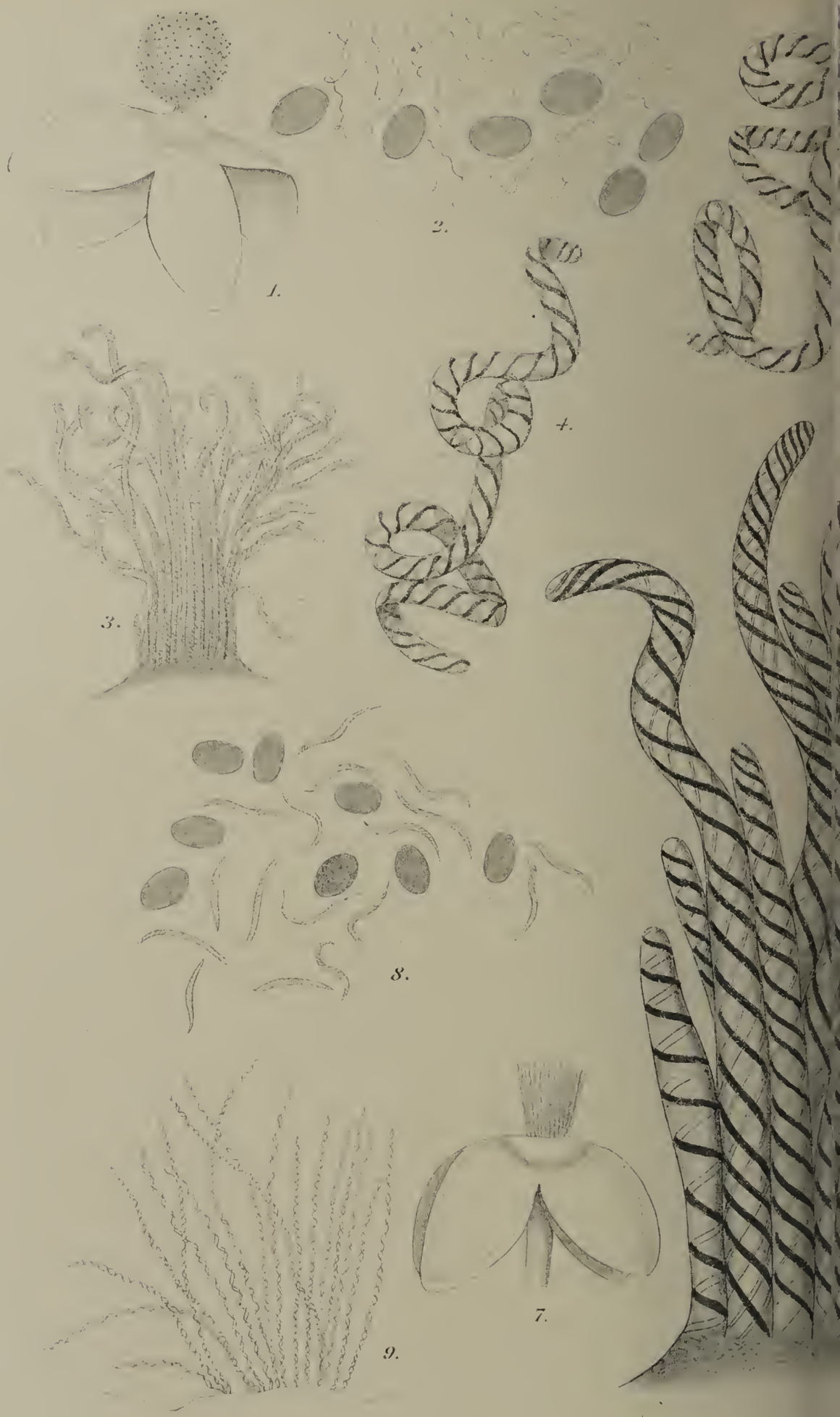
Der Verfasser hat in dem vorliegenden Werke zur Einführung in die Blüthenbiologie den historischen Weg gewählt, weil, wie er mit Recht sagt, der gegenwärtig erreichte Standpunkt nur begreiflich ist im Hinblick auf die Leistungen der älteren Zeit. Ausserdem ist schon an und für sich jeder Versuch, auf die Wichtigkeit historischer Studien hinzuweisen, freudig zu begrüssen, um so mehr als die sich überstürzende Litteratur der Gegenwart oft sehr wenig geschichtlichen Sinn und die diesem entspringende Bescheidenheit zeigt. Das Buch ist in zwei Abschnitte gegliedert: „Anfänge und allmähliche Ausbildung der Blüthenbiologie bis Darwin“ und „Die Blüthenbiologie im Zeitalter Darwins“. Die Darstellung isl klar und reichhaltig. In einigen wenigen Punkten möchte Ref. freilich von der Auffassung des Verf. abweichen. Der Einfluss der Naturphilosophie scheint ihm bedeutend übersehätzt zu sein. Es war doch dieselbe keineswegs allgemein herrschend, und es dürfte nicht zutreffend sein, wenn Loew sagt (p. 58): „selbst der feste Boden der Sexualitätslehre wurde wieder verlassen“. Henschel und Schelver haben denn doch nur beschränkte Anerkennung in Deutschland gefunden, viele haben es ohne Zweifel nicht der Mühe werth gehalten auf so grundlose Behauptungen zu erwidern. Der morphologische Abschnitt (p. 81) hätte, da er der Natur der Sache nach doch keine eingehende Behandlung geben kann, wohl fehlen können, und über die Parthenogenesis von Coelbogyne sind auf S. 91 und 296 einander widersprechende Darstellungen gemacht. Thatsächlich liegt, wie auf der letztgenannten Seite richtig angegeben ist, hier kein Fall von Parthenogenesis vor, während auf S. 91 der Leser den Eindruck gewinnen wird, als ob A. Braun's Annahme einer solchen richtig wäre.

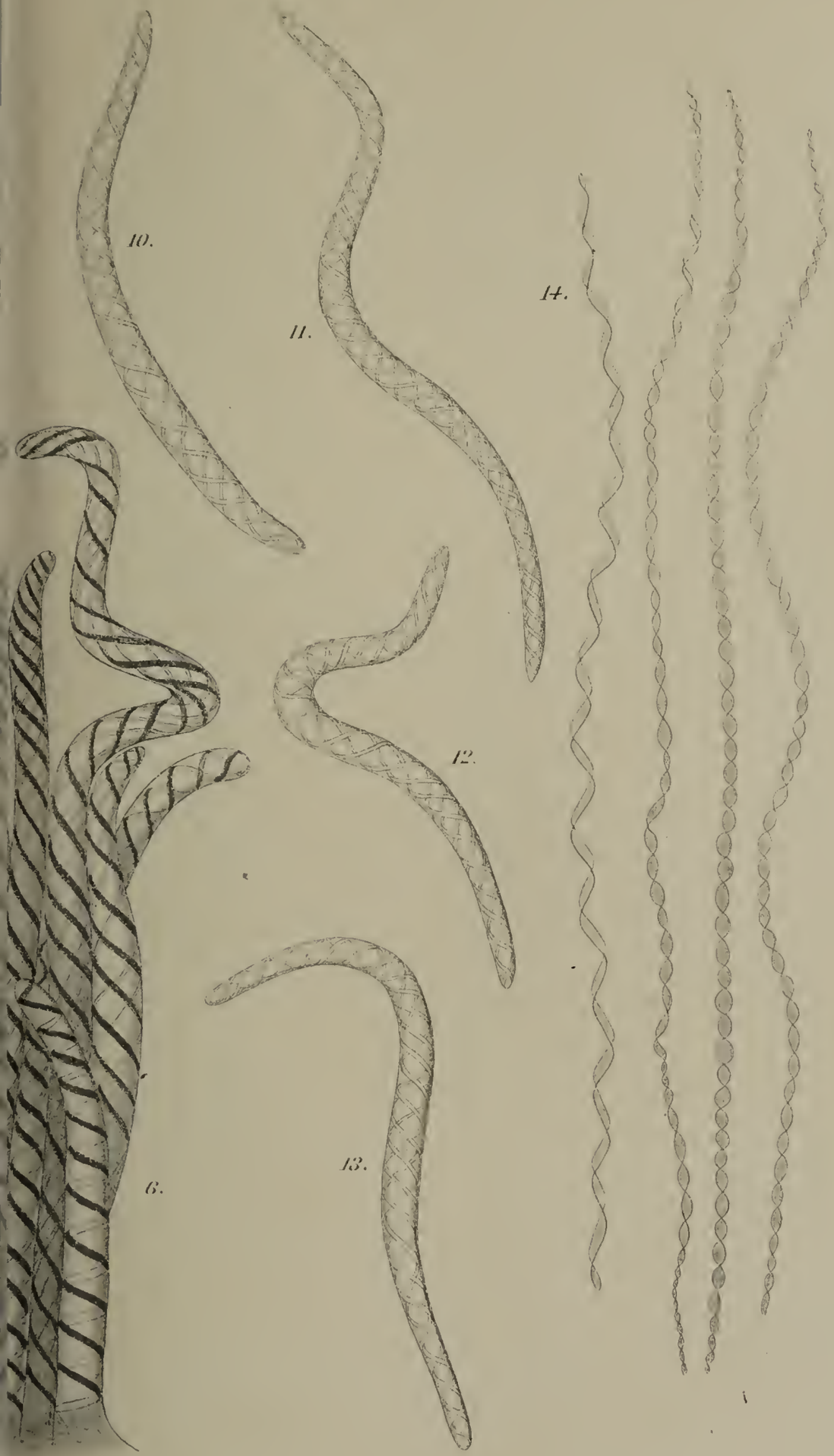
Diese kleinen Ausstellungen können indess das Verdienstliche der vorliegenden Arbeit nicht schmälern, welche zusammen mit desselben Verfassers „Blüthenbiologische Floristik“ (vgl. Flora 80. Bd. S. 283) eine treffliche Darstellung des mit einer umfangreichen Litteratur versehenen Gebietes der Blüthenbiologie gibt. K. Goebel.

Prof. Dr. Friedrich Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Mit 28 in den Text gedruckten Figuren. Stuttgart, Verlag von Ferdinand Enke, 1895.

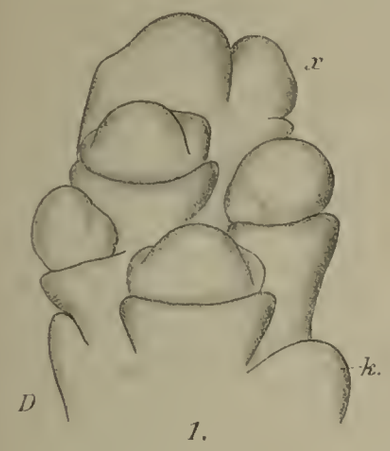
Der Verf. ist der Ansicht, dass eine Abgliederung der Biologie „als einer besonderen Disciplin dem nach Entlastung ringenden Geiste unumgänglich nöthig scheint“ und sucht „Alles das, was bisher auf dem neuen Gebiet erforscht wurde, in einem Lehrbuch der Biologie der Pflanzen einheitlich zusammenzufassen“. Ref. ist der Ansicht, dass eine Abtrennung der Biologie von Morphologie, Anatomie und Experimentalphysiologie nicht durchführbar ist, und dass die Biologie als „besondere Wissenschaft“ aufzustellen nicht zweckmässig ist. Stellen wir uns aber auf den Standpunkt des Verf., so ist zunächst hervorzuheben, dass er in seinem Werke ein sehr reichhaltiges Material verarbeitet hat, so dass es als Sammelwerk dienlich sein wird. Leider aber wird seine Brauchbarkeit als solches auch wieder beeinträchtigt durch einige Uebelstände. Für den Anfänger gehört dahin die ungenügende Ausstattung mit Abbildungen, für den Fachmann namentlich die ungenügende Benützung und Anführung der Litteratur, sowie der damit wohl zusammenhängende, sich an verschiedenen Stellen bemerkbar machende Mangel an Kritik. Irrthümer wie die, dass bei Trapa „die sehr feinfiederig getheilten, grünen submersen Blätter Wasserwurzeln darstellen“, dass Monotropa ein Parasit sei, dass Aldrovandia im Bodensee vorkommen“ u. a. hätten vermieden und Delpino's Ansichten über die Aseidien der Asclepiadeen, die ebensowenig begründeten Anschauungen über die Carnivorie von Lathraea und Bartschia nicht ausführlich widergegeben werden sollen, zumal andere Abschnitte sehr knapp behandelt sind, und z. B. die Einrichtungen zum Perenniren gar nicht besprochen sind.

Ungeachtet der angedeuteten Mängel mag das vorliegende Buch durch das Viele, das es bringt, wohl Manchem erwünscht sein. K. Goebel.


1.
2.
3.
4.
8.
7.
9.

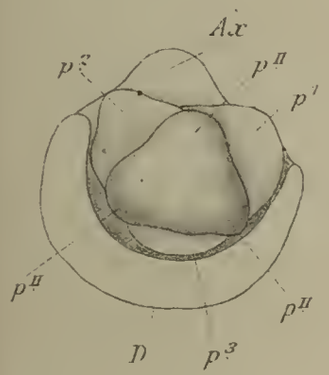


W. L. Mayr, Lith. Inst. Wien. S.

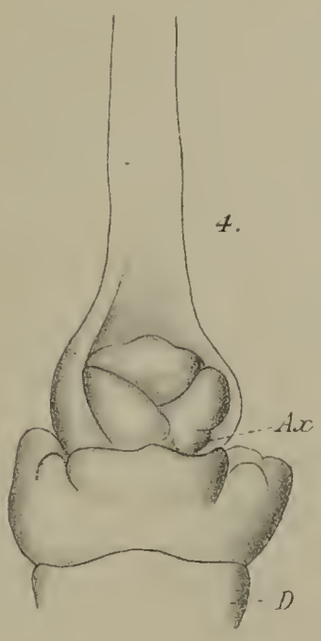


1.

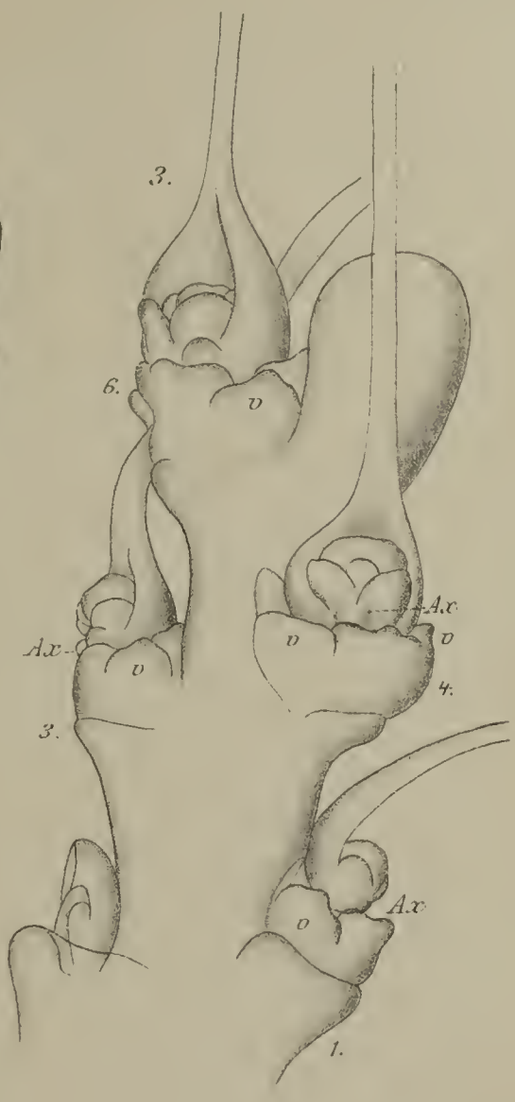
1a.

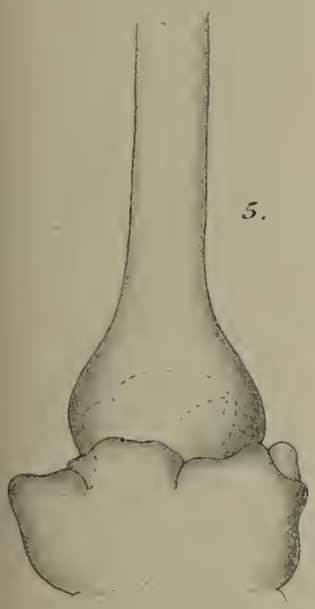


2.

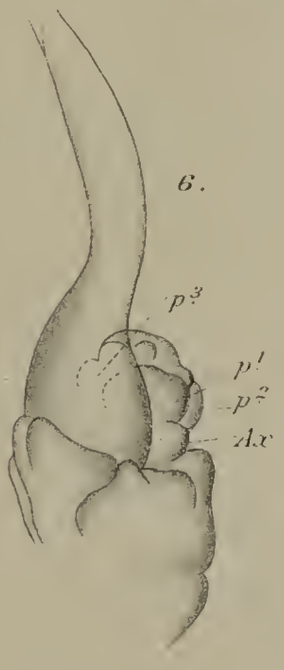


4.

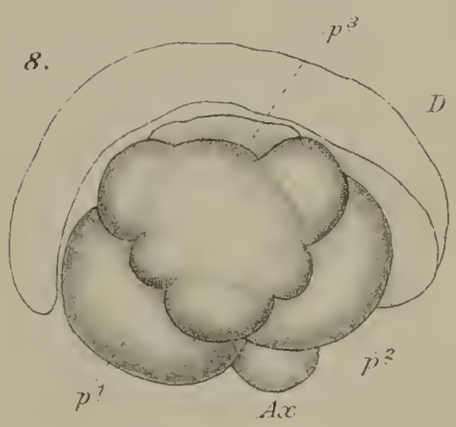




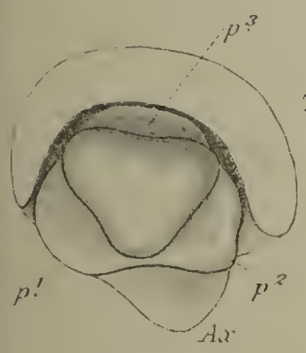
5.



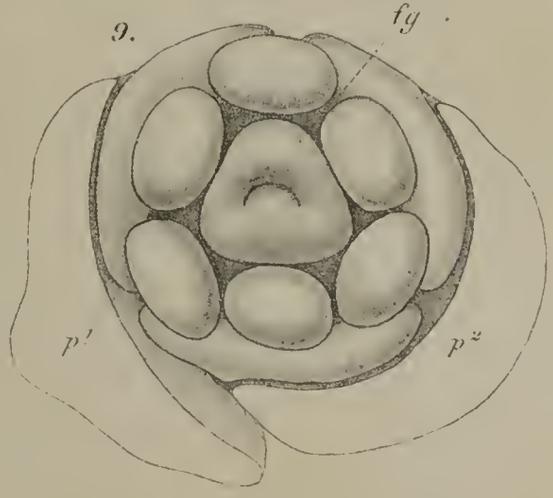
6.



8.

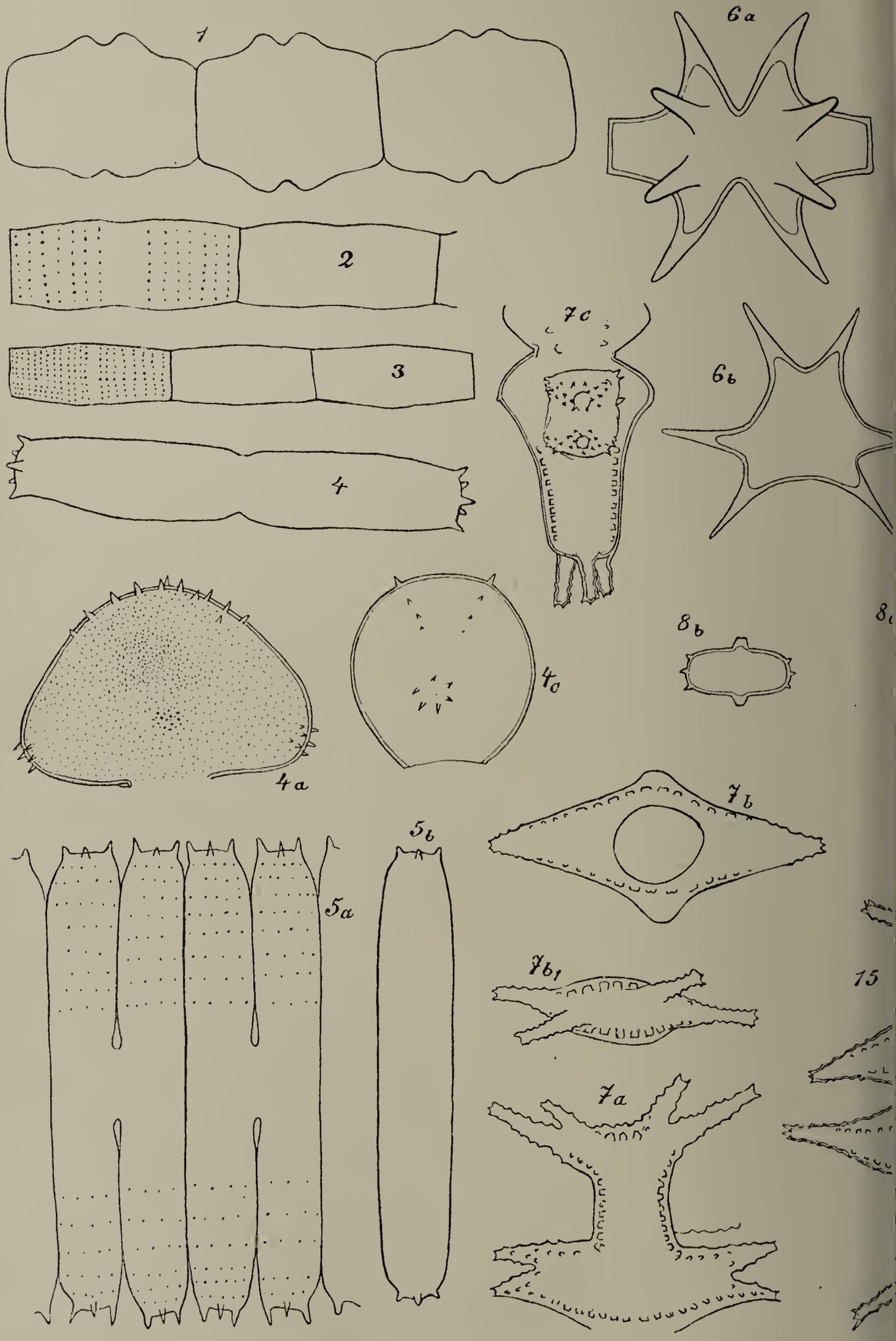


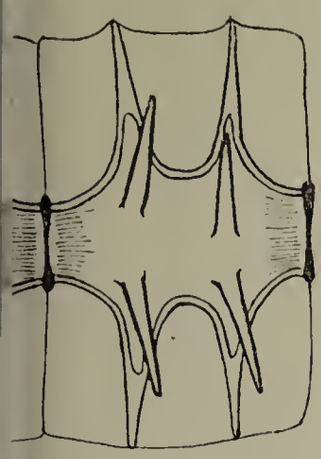
7.



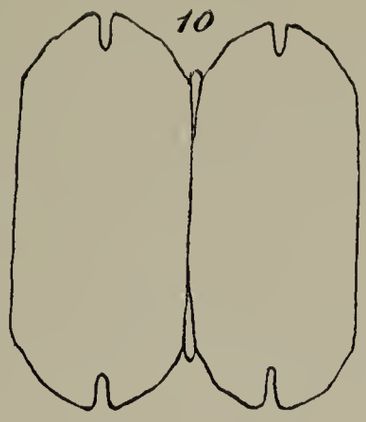
9.

W.A. Meyn, Lith. Inst. Berlin S.

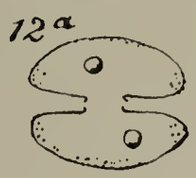

1
2
3
4
6a
6b
7c
4a
4c
8b
7b
7b1
5a
5b
7a
15



9


10

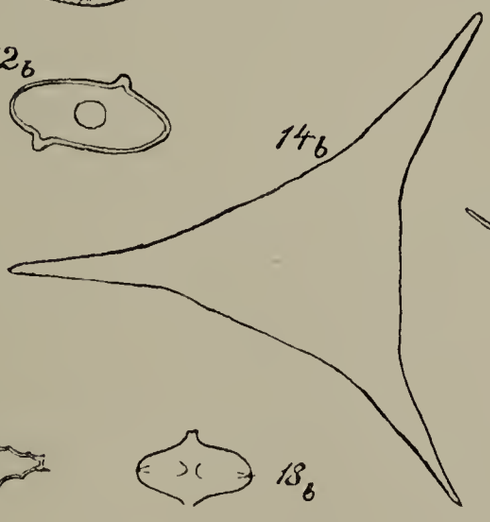
11

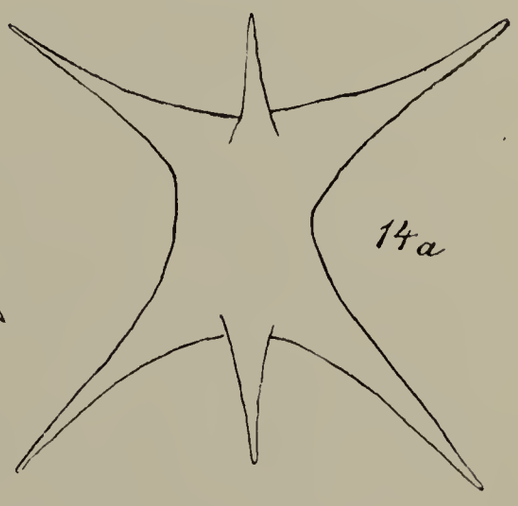

12a

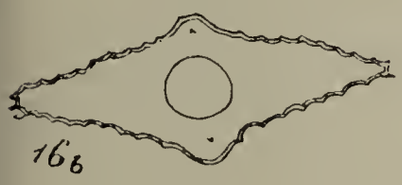
12b

13b

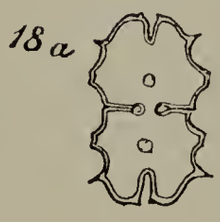
12c


14b


14a

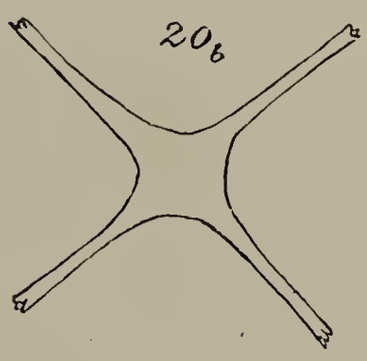

16b

18b


18a

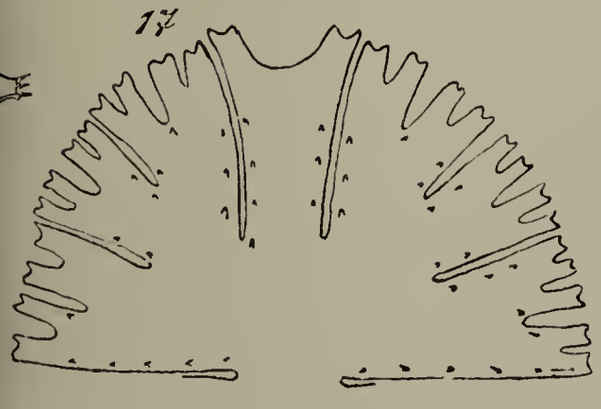
16b1

18c

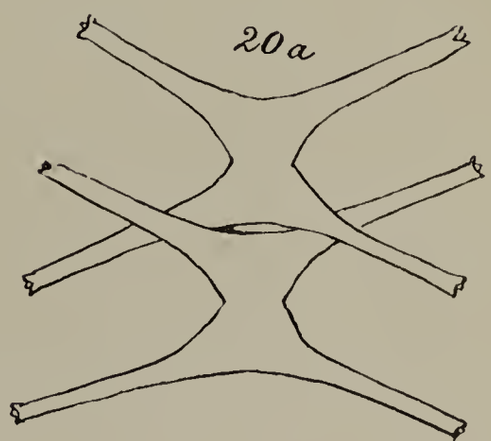

20b

16a

19a


17

19c


20a

Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen.

Von

E. Zacharias.

Hierzu Tafel V, VI, VII.

Die Resultate der Arbeiten von Klebs, Gerassimoff u. A. weisen für bestimmte Fälle darauf hin, dass Beziehungen des Zellkerns zum Wachsthum der Zelle bestehen können. In der vorliegenden Arbeit soll nun untersucht werden, in wie weit auf Grund der vorhandenen Litteratur und eigener Untersuchungen ein Bestehen von Beziehungen zwischen etwaigen Veränderungen in der Beschaffenheit des Kernes wachsender Zellen und dem Zellenwachsthum erschlossen werden kann. Dabei sollen diejenigen Punkte besonders hervorgehoben werden, welche noch weiterer Untersuchung bedürfen, um die Lösung der behandelten Frage zu fördern.

In einer Mittheilung „Ueber Beziehungen des Zellenwachsthums zur Beschaffenheit des Zellkerns“ [1]) habe ich bereits darauf hingewiesen, dass schon Auerbach[2]) und Schwarz an den Kernen wachsender Zellen bestimmte Veränderungen erkannt haben, welche namentlich in einer Vergrösserung der Kerne und ihrer Nucleolen bestehen. Schwarz[3]) konnte bei der Untersuchung der Vegetationspunkte und der in Streckung begriffenen Theile von Wurzeln und Stengeln verschiedener Pflanzen feststellen, dass in allen Geweben das Volumen des Kernes der wachsenden Zellen anfangs zunimmt, um dann später wieder abzunehmen. „Im Allgemeinen (sagt Schwarz) fällt das Kernwachsthum bei klein bleibenden Zellen geringer aus als bei den grösseren. Ein bestimmtes Verhältniss zwischen Zellgrösse und Kerngrösse konnte ich nicht feststellen.“[4]) Das Maximum der Kerngrösse fällt nicht mit bestimmten Stadien der Zellstreckung zusammen. In den Wurzeln von Oncidium suave z. B. ist „die wachsende Zone nur 2 mm lang, und doch trat das Maximum des Kernvolumens hier erst später auf“. Der Nucleolus der Kerne wachsender Zellen wächst zunächst ziemlich rasch, um zuerst schneller, dann langsamer an Grösse abzunehmen. Die Nucleolen wachsen rascher als der Kern, um dann

1) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1894, Bd. XII, Heft 5.

2) Organologische Studien 1. Heft, Breslau 1874. Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne.

3) Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Theilung. (Beitr. z. Biologie der Pfl., herausg. von F. Cohn. 4. Bd. 1. Heft 1884.)

4) Vgl. auch Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe p. 33.

auch rascher wieder abzunehmen. Das Maximum des Nucleolarvolumens liegt meist vor der Zone, in welcher der Kern sein Maximum erreicht. Die Vergrösserung der Nucleolen erfolgt nicht durch Wasseraufnahme, sondern durch Aufnahme anderer Stoffe. Hinsichtlich des Verhaltens von Chromatin und Grundsubstanz bei der Volumänderung der Kerne bemerkt Schwarz: „Grösse und Menge der Chromatinsubstanz nehmen in älteren Stadien ab.“ p. 92 heisst es dann: „Ich zeigte, dass der Chromatingehalt und die Tinctionsfähigkeit n jüngeren Kernen grösser ist als in den älteren. Die Tinctionsfähigkeit nimmt jedoch erst später ab, und zwar erst in Stadien, wo der Kern sein grösstes Volumen schon erreicht hat, und beginnt kleiner zu werden. Bei der Vergrösserung des Zellkerns handelt es sich demnach nicht bloss um eine Vergrösserung durch Wasseraufnahme, es werden vielmehr direct Stoffe im Kern aufgespeichert.“ In einer späteren Publication von Schwarz[1]) findet sich folgende Ausführung: „Die Volumenzunahme des Kernes ist nicht durch die Vermehrung des Chromatins bedingt, dessen Menge, so viel man bei der verschiedenartigen Vertheilung beurtheilen kann, anfangs unverändert bleibt, später jedoch entschieden abnimmt. Dagegen vermehrt sich die Gerüst- und Zwischensubstanz nach der Theilung sehr bedeutend.“

Von den durch Schwarz untersuchten Objecten unterwarf ich die Kerne der zu Gefässgliedern sich entwickelnden Zellen bei Keimlingen von Zea einer genaueren Prüfung. In Fig. 1 u. 2 sind Kerne aus Gefässzellen des Hypocotyls ruhender Samen nach längerer Behandlung mit einem Gemisch von Alkohol und Aether, in Alkohol liegend, abgebildet worden. Die Kerne enthalten ein dichtes, glänzendes Gerüst. In Fig. 2 erscheint der Kern fast homogen. Fig. 3 stellt einen wie die vorstehend beschriebenen Kerne behandelten Kern aus einer weiten Gefässzelle eines Keimlings dar. Der Nucleolus ist glänzend, scharf umschrieben, von fast homogenem Aussehen. Einer Gefässzelle des Hypocotyls eines gleich alten und gleichartig behandelten Keimlings entstammt der Kern der Fig. 4. Er hat ein dunkles Aussehen, als ob auch die Räume zwischen den Gerüstbalken geronnene Substanz enthielten. Der Vergleich der vergrösserten Kerne aus den grossen Gefässzellen der Keimlinge mit den Kernen aus den relativ kleinen Gefässzellen der ruhenden Samen bestätigt die Angabe von Schwarz, dass die Vergrösserung der Kerne und ihrer Nucleolen in den wachsenden Zellen nicht auf Wasseraufnahme

1) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn. V. Bd. 1. Heft 1887).

beruht. Wenigstens erwecken die vorliegenden Bilder den Eindruck, dass, falls bei der Vergrösserung des Kernes Wasser aufgenommen wird, jedenfalls auch eine beträchtliche Aufnahme sonstiger Stoffe erfolgt.

Die Figuren 1 a, 2 a, 3 a zeigen das Aussehen der in den Figuren 1, 2, 3 abgebildeten Kerne nach 24stündiger Behandlung mit künstlichem Magensaft, Fig. 2 b dasjenige des in Fig. 2 abgebildeten Kernes nach 24stündiger Magensaft- und nachfolgender Alkohol-Behandlung. In allen Fällen ist der Nucleolus blass und substanzarm geworden und hat mehr oder weniger an Umfang verloren. Es ist ihm durch die Verdauungsflüssigkeit ein wesentlicher Theil seiner Substanz entzogen worden. Auch die sonstige Substanz des Kernes hat durch die Magensaftbehandlung überall erheblich an Masse verloren, der zurückbleibende Rest derselben zeigt das charakteristische, glänzende Aussehen nucleinhaltiger Körper. Nach Färbung mit Essigkarmin lassen sich in den Gerüstbalken kleine, intensiv gefärbte Körnchen erkennen.

Ob die procentische Zusammensetzung der untersuchten Kerne während ihres Wachsthums einer Aenderung unterworfen war oder nicht, ist nicht ermittelt worden.

Aus den Figuren 5, 6, 7 sind weitere Veränderungen der Kerne in der Ausbildung begriffener Gefässglieder zu ersehen. Die Figuren sind nach Präparaten aus Alkoholmaterial gezeichnet, welche mit Alauncarmin gefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen worden sind. In sämmtlichen Kernen ist ein zartes, sehr hell gefärbtes Gerüst zu erkennen, welchem dunkler gefärbte Körnchen von ungleicher Grösse eingebettet sind. Die ungleiche Grösse der Körnchen ist namentlich in Fig. 7 auffallend. Der Kern Fig. 5 liegt in einer Gefässzelle, deren Wandung noch keine Tüpfelung erkennen lässt, während die Kerne Fig. 6 u. 7 Zellen mit getüpfelter Wand angehören. Die Wandverdickung im Gefässgliede des Kernes Fig. 7 ist anscheinend vollendet. Letzteres Gefässglied entstammt einem Keimling, welcher 10 Tage älter war als derjenige, welchem der Kern Fig. 5 angehörte, während der Kern Fig. 6 einem Keimling entnommen worden ist, welcher nur vier Tage älter war als der Keimling, welcher den Kern Fig. 5 enthielt. Der Vergleich der Kerne zeigt eine Abnahme der Nucleolarmasse bei weiterer Ausbildung der Gefässglieder. Verschiedene Stadien von Einschnürung[1]) der Kerne sind in Fig. 6 und 7 zu bemerken.

In Fig. 8 ist der Kern aus dem protoplasmatischen Wandbeleg eines Tüpfelgefässgliedes abgebildet, dessen Wandverdickung an-

1) Es ist hier darauf hinzuweisen, dass es Ziegler's Angaben zufolge (Die biologische Bedeutung der amitolischen [directen] Kerntheilung im Thierreich,

scheinend vollendet ist. Die Perforation der Querwände fehlt noch. Fig. 8a stellt den Kern nach der Untersuchung in Alkohol dar. Der Nucleolus ist homogen, die Maschen des Kerngerüstes erscheinen leer, nicht von geronnener, granulirter Substanz erfüllt wie in Fig. 4. Nach 24stündiger Einwirkung von künstlichem Magensaft (Fig. 8b) hat das Gerüst ein glänzendes Aussehen erhalten, der Nucleolus hingegen ist sehr blass geworden, ohne jeden Glanz, nicht homogen. Das Volumen des Kernes hat sich nicht wesentlich verändert. Hier war verdauliche Substanz ausserhalb des Nucleolus nicht in nachweisbarer Menge vorhanden, eine Substanzverminderung durch die Verdauung nicht in der Weise erkennbar, wie solches bei den jüngeren Kernen der Fig. 3 u. 4 der Fall war, wo, abgesehen von der Verkleinerung des Kernes, durch die Verdauung auch der verkleinerte Rest procentisch ärmer an fester Substanz war als der nicht mit Magensaft behandelte Kern.

Die Veränderungen, welche die Zellkerne bei der Entwickelung der Gefässe einerseits, derjenigen der Siebröhren andererseits erfahren, wurden bei Cucurbita vergleichend untersucht.

Die Zellkerne von Cucurbita Pepo zeigen bei der Untersuchung in Alkohol eine gerüstartige Grundmasse, welcher ein Nucleolus und eine grössere Anzahl kleiner den „Nebennucleolen“ oder „Pseudonucleolen“ mancher Autoren[1]) entsprechender Körperchen eingebettet sind (Fig. 9). Diese letzteren können, wo das Gerüst sehr dicht ist, zuweilen nur undeutlich oder gar nicht erkannt werden. In manchen Fällen war festzustellen, dass sie ausschliesslich in der Peripherie des

---

Biolog. Centralblatt Bd. XI, Nr. 12, 13, 1891) „nach allen vorliegenden Beobachtungen feststeht, dass die Kerne, welche sich amitolisch theilen, stets durch besondere Grösse ausgezeichnet sind.“ Solche Kerne „haben eine beschränkte Theilungsfähigkeit und gehen stets nach einiger Zeit zu Grunde“. — In seiner Arbeit über „Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen“ (Archiv f. Mikr. Anat. 30. Bd. 1887) bemerkt Ziegler: „Es würde passend erscheinen, wenn man den Ausdruck Fragmentation im Thierreich (und zwar zunächst nur bei Metazoen) für die morphologisch und physiologisch zusammengehörigen Fälle gebrauchen würde, welche in folgender Weise charakterisirt sind: Die Kerne sind beträchtlich grösser als gewöhnliche Kerne desselben Thieres und zeigen anormale Armuth an Chromatin, oder anormale Vertheilung desselben. Die Kerne vermehren sich durch directe Kerntheilung; häufig wird die Theilung nicht bis zur Trennung der Theilstücke durchgeführt, so dass die Kerne knospenähnliche Fortsätze und unregelmässige Ausläufer zeigen, oder dass sie durch Einschnürungen zertheilt erscheinen. Die Fragmentation kommt vor in Zellen, welche sich nicht mehr theilen“ u. s. w.

1) Peters, Untersuchungen über den Zellkern in den Samen. Diss. Rostock 1891, p. 27. Rosen, Beitr. z. Kenntn. d. Pflanzenzellen. (Beitr. zur Biologie d. Pfl., herausgeg. von F. Cohn, Bd. V, 1892.)

Kernes lagen. (Fig. 10.) In Alkohol untersucht wurden die Kerne von jungen Siebröhrengliedern, Geleit- und Rindenparenchymzellen, jungen Gefässgliedern und Meristemzellen der Wurzelspitze. Im Leben liessen sich die „Pseudonucleolen“ in den Kernen von Haarzellen erkennen. Durch eine Mischung von Jodgrün und Diamantfuchsin[1]) lassen sich die Nucleolen intensiv roth, die „Pseudonucleolen“ grün bis violett oder blau färben, während sich das Gerüst nur sehr schwach in violetten bis rothen Tönen färbt. Durch Färbung mit der genannten Mischung wurden die Pseudonucleolen auch in den Cambialzellen nachgewiesen, wo sie von ausserordentlicher Kleinheit sind, desgleichen in den Meristemzellen der Wurzelspitze. Die grösseren Pseudonucleolen grösserer Kerne schienen zum Theil durch Fortsätze in das Gerüst überzugehen.

Nach Einwirkung einer Mischung von Fuchsin-S. und Methylenblau auf Schnitte, welche nach Extraction mit Alkohol 24 Stunden mit künstlichem Magensaft behandelt worden waren, um darauf wieder in Alkohol zu gelangen, färbten sich Plasma- und Nucleolarreste sofort im Ton der Mischung, während die Pseudonucleolen zunächst farblos blieben. Sodann färbten sich die letzteren und die Nucleolarreste ziemlich gleichzeitig intensiv blau, während sich der Farbenton des Zellplasma gleichzeitig nicht änderte.

In Präparaten, welche aus Alkoholmaterial nach 24stündiger Einwirkung von 0,3proc. Salzsäure, durch Färbung mit Fuchsin-S. Methylenblau, successiver Behandlung mit Wasser, Alkohol, Xylol und Einschluss in Canadabalsam gewonnen worden waren, hatte sich überall das Zellplasma roth gefärbt. Die Pseudonucleolen waren entweder gar nicht zu erkennen, oder sie traten farblos, hellblau oder intensivblau gefärbt hervor. In letzterem Falle war der Nucleolus blauroth, sonst rein roth gefärbt. Das Kerngerüst erschien stets roth. Bei directer Beobachtung der Einwirkung des Farbstoffes färbten sich Zellplasma, Kerngerüst und Nucleolen sofort rein roth, während die Pseudonucleolen zunächst als farblose Körper kenntlich blieben oder durch das intensiv gefärbte Gerüst verdeckt wurden. Die Pseudonucleolen zeigten hier demnach gegen die Farbstoffmischung das Verhalten nucleinhaltiger Körper.[2]) Auch sonstigen Reagentien[3]) gegen-

1) Vgl. E. Zacharias, Erwiderung, Bot. Ztg. 1888, p. 91.

2) Vgl. E. Zacharias, Ueber Chromatophilie (Berichte der Deutschen Bot. Gesellsch. 1893, Bd. XI, Heft 3) und Anm. 1.

3) Künstlicher Magensaft, Salzsäure von der Concentration 4 vol. reine conc. Salzsäure auf 3 vol. Wasser, 10proc. Kochsalzlösung, 1proc. Sodalösung.

über erweisen sich die Pseudonucleolen als nucleinhaltig, während an den Nucleolen die üblichen Reactionen dieser Körper zu beobachten sind. Nach 24stündiger Behandlung des Kernes eines jungen Siebröhrengliedes, z. B. mit künstlichem Magensaft, traten die Pseudonucleolen sehr scharf als glänzende Körper hervor, der grosse Nucleolus erschien sehr blass und gequollen, das Gerüst war nicht mehr zu erkennen.

In den jungen Kernen des Wurzelvegetationspunktes und des Stammcambiums sind die Nucleinkörper ausserordentlich klein. Fig. 11 stellt zwei Zellen, von welcher die eine in Theilung begriffen ist,[1]) aus der Wurzelspitze nach dem Erwärmen in Essigcarmin dar. Der Nucleolus ist gequollen, während die Nucleinkörper ungemein scharf hervortreten. Fig. 12 zeigt eine Zelle des Wurzelmeristems aus einem Präparat, welches aus Alkoholmaterial durch Färbung mit Diamantfuchsin und Jodgrün hergestellt worden ist. Zellplasma und Nucleolus sind roth gefärbt, die Nucleinkörper sehr dunkel violett, während das Kerngerüst fast gar keinen Farbstoff aufgenommen hat. Der geringe Nucleingehalt der Kerne ist auffallend, desgleichen in den Kernen des Stammcambiums. In Fig. 13 sind Kerne des Stammcambiums aus einem Schnitt abgebildet, der aus Alkoholmaterial stammt, 24 Stunden mit Magensaft behandelt wurde und darauf in Alkohol gelangte, um schliesslich nach der Färbung durch Essigcarmin in Canadabalsam eingeschlossen zu werden. Die Nucleolarreste erscheinen blass und zart, während die sehr kleinen Nucleinkörper äusserst scharf hervortreten. An Schnitten aus dem Stammcambium (Alkoholmaterial), welche direct in Alkohol untersucht wurden, waren die Nucleinkörper nicht zu erkennen (Fig. 14).

Mit dem Wachsthum der Zellen vergrössern sich die Kerne, dabei nehmen, soweit untersucht, in allen wachsenden Zellen Nucleolen, Nucleinkörper und Gerüst an Masse zunächst zu. (Vergl. die Kerne junger Siebröhrenglieder in den Fig. 9, 10, 16, 17 mit Cambial- oder Meristemkernen.) Ob dabei das procentische Verhältniss der genannten Kernbestandtheile zu einander eine Aenderung erfährt oder nicht, hat nicht sicher ermittelt werden können. Besonders grosse Nucleinkörper kommen namentlich in Kernen von Geleitzellen zur Beobachtung (Fig. 18, 19), doch wurden auch in anderen Kernen Nucleinkörper von gleicher Grösse aufgefunden. Bemerkenswerth ist die Angabe Lecomte's[2]), dass in den Geleitzellen „toujours le noyau se montre

1) Anm. 2.

2) Contribution à l'étude du Liber des Angiospermes. (Ann. des Scienc. nat. 7. Série, Bot. T. 10, p. 292, 1889.)

plus volumineux et mieux caractérisé que dans toutes les autres cellules de parenchyme, bien que les cellules-compagnes soient habituellement les plus petits de ces éléments.“ [1])

Unter sich gleichartig scheinen sich die Kerne der Siebröhren- und Gefässglieder (Fig. 20, 21) zu verhalten. Haben diese Kerne eine gewisse, für verschiedene Zellen differente Grösse erreicht, so nehmen die Nucleolen an Masse absolut mehr und mehr ab. Vom Gerüst lässt sich dasselbe nicht mit Sicherheit allgemein behaupten. Jedenfalls ist, nachdem die Kerne ein gewisses Grössenmaass erreicht haben, eine procentische Abnahme des Volumens an Gerüstmasse dem Kernvolumen gegenüber festzustellen. Das bezügliche Verhalten der Nucleinkörper steht nicht fest, doch scheint eine absolute Abnahme der Masse der einzelnen Körper zu erfolgen.

Die Abnahme der Nucleolarmasse in den Siebröhrenkernen scheint sehr rasch in dem Stadium der Siebröhrenentwickelung stattzufinden, welches dem Stadium mit isolirt im Wandbeleg des jungen Siebröhrengliedes auftretenden Schleimtropfen nachfolgt.[2]) Noch in dem Stadium mit Schleimtropfen wurden Kerne, wie sie die Fig. 9 u. 22 zeigen, beobachtet. Diese Figuren sind nach Schnitten aus Alkoholmaterial, welche in Alkohol liegend untersucht wurden, gezeichnet. In dem Kern der Fig. 22 war das Gerüst so dicht, dass die Nucleinkörper in dem Alkoholpräparat ohne Weiteres nicht zu erkennen waren. In späteren Stadien der Siebröhrenentwickelung gelingt es überhaupt nicht oft, etwas vom Kern zu sehen. Stets erscheint dann der Kern in allen Theilen sehr substanzarm. In Fig. 22, 23 sind Kerne aus einander benachbarten Siebröhrengliedern in Alkohol liegend bei gleicher Vergrösserung abgebildet. Während der Kern Fig. 22 einem im „Schleimtropfenstadium“ befindlichen Siebröhrengliede angehörte, lag der Kern Fig. 23 in einem älteren Siebröhrengliede mit deutlicher Siebplatte. Hier befand sich der Kern in der feinkörnigen, contrahirten Inhaltsmasse. Ein kleiner Nucleolus und Nucleinkörper traten hervor, ein Gerüst war jedoch nicht zu erkennen. Dass letzteres, wenn auch sehr substanzarm, in entsprechenden Stadien der Siebröhrenentwickelung dem Kern dennoch zukommt, zeigen andere bei stärkerer Vergrösserung und nach abweichend behandelten Präparaten gezeichnete Figuren (Fig. 24, 25).

---

1) Vgl. auch Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891, p. 60, 62, 91, 101, 103, 137, 243, 297.

2) Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dicotyledoner Pflanzen, Leipzig 1880.

Die Abnahme der Nucleolarmasse in einem bestimmten Stadium der Siebröhrenausbildung ist aus einem Vergleich der Figuren 17 und 17 a deutlich zu ersehen. Die Figuren stellen Kerne einander benachbarter Siebröhrenglieder in Alkohol liegend dar. Der Kern Fig. 17 lag in einem Siebröhrengliede, welches noch keine Schleimtropfen enthielt, während der Kern Fig. 17 a aus einer im Uebergang vom Schleimtropfenstadium zum Stadium vollständiger Ausbildung begriffenen Siebröhre stammte. Fig. 18 ist nach Behandlung eines Schnittes aus Alkoholmaterial mit künstlichem Magensaft und nachfolgender Färbung mit Essigcarmin gezeichnet worden. Der Kern des Siebröhrengliedes, an welchem eine Siebplatte sich erkennen liess, enthielt wenig Nucleinkörper, hier und da schwache Andeutungen eines Gerüstes; der Nucleolarrest war bis auf eine stärker gefärbte Randzone sehr blass. Der Kern der zugehörigen Geleitzelle hingegen enthielt in einem hell gefärbten, undeutlichen Gerüst verhältnissmässig grosse, intensiv gefärbte Nucleinkörper. Der Nucleolarrest erschien gequollen und ungefärbt.

Das Gerüst[1]) erscheint im Allgemeinen sowohl bei der Untersuchung in Alkohol als auch nach der Färbung mit Diamantfuchsin-Jodgrün zur Zeit des Schleimtropfenstadiums der Siebröhrenglieder schon substanzärmer als in früheren Stadien. An den Siebröhrengliedern mit den zuletzt geschilderten substanzarmen Kernen wurden Siebplatten erkannt, ob dieselben aber Perforationen besassen oder nicht, blieb zweifelhaft. Wo sich Perforationen mit Sicherheit beobachten liessen, wurden keine Kerne aufgefunden, auch nicht in Material, welches nach Fischer[2]) durch Abkochen ganzer, unverletzter Pflanzen, welche darauf in absoluten Alkohol gelangten, gewonnen worden war. Auch andere Autoren haben bekanntlich an den ausgebildeten Siebröhren die Kerne vermisst. Indessen finden sich doch in der einschlägigen Litteratur einzelne Angaben über das Vorkommen von Kernen in entwickelten Siebröhren. Guignard[3]) bemerkt hinsichtlich der Siebröhren des Weinstocks und der Cucurbitaceen: „Quand le cal, qui se forme en hiver, n'a pas fermé les pores le protoplasma s'accumule à la partie supérieure de la cellule,

1) Unter „Gerüst" ist hier überall die gesammte durch Alkohol „fixirte" Kernmasse abzüglich der Nucleolen und Nucleinkörper zu verstehen.

2) Ueber den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. III. 1885.)

3) Note sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs. (Bull. de la Soc. Bot. de France, T. XXVIII, 1881, Séance du 9. Dec.)

sous le grillage, et fait même saillie à travers les perforations, dans la cellule superposée; le noyau est entrainé par lui et se trouve tantôt contre la paroi latérale, vers le haut, tantôt au contact du grillage." Lecomte[1]) hat für einzelne Fälle in vollständig entwickelten Siebröhren einen Kern nachweisen können. Auch Fischer[2]) hat in den Siebröhren von Urtica dioica einen Körper gefunden, von dem er vermuthet, er sei ein Rest des Zellkernes. Ich halte das nicht für wahrscheinlich. Die Zellkerne von Urtica ähneln im Bau sehr jenen von Cucurbita. Nach Färbung mit Diamantfuchsin-Jodgrün zeigen sie rothe Nucleolen und kleine blaue oder violette Nucleinkörper, welche einem rothen Gerüst eingebettet sind. Die Körper in den Siebröhren hingegen, welche nach Fischer's Vermuthung Kernreste sein sollen, färben sich roth, wie die Inhalte der Siebröhren, und lassen keinerlei an einen Kern erinnernde Structuren erkennen. Nach Erwärmen von Alkoholmaterial in Essigcarmin treten in den Zellkernen die Nucleinkörper sehr scharf hervor, während in den fraglichen Gebilden der Siebröhren ein bräunlich-roth gefärbter homogener Inhalt von einer farblosen, doppeltcontourirten Wandung unterschieden werden kann (Fig. 26). Die Siebröhrenkörper Fischer's besitzen somit nicht die mindeste Aehnlichkeit mit den Zellkernen von Urtica. Dass sie dennoch aus solchen hervorgehen können, ist möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich. Uebrigens ist es sehr wohl möglich, dass die Siebröhrenkerne trotz der gegentheiligen Angaben der meisten Autoren allgemein erhalten bleiben. Kerne mit sehr zartem Gerüst, bis zum Verschwinden verkleinertem Nucleolus und winzigen, weit auseinander liegenden Nucleinkörpern, wie ich sie bei Siebröhrengliedern in fortgeschrittenen Stadien der Entwickelung vorfand, werden sich in den ausgebildeten Siebröhren der Wahrnehmung entziehen können.

Für weitere Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Kerne der Siebröhren erfahren, dürfte die Berücksichtigung einer Arbeit von G. Arnheim[3]) über Coagulationsnekrose und Kernschwund von Wichtigkeit sein.

Wie in den Siebröhrengliedern, so erreichen auch in den wachsenden Gefässgliedern die Kerne eine beträchtliche Grösse, die Nucleolarmasse vermehrt sich. Fig. 20 zeigt den Kern eines weiten Gefässgliedes ohne erkennbare Membranverdickung aus einem Stammknoten

1) l. c. p. 278, 279, 284.

2) Neue Beiträge zur Kenntniss der Siebröhren, Leipzig 1886, p. 15.

3) Virchow's Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin, 120. Bd., 1890.

nach Alkoholbehandlung. Durch Diamantfuchsin-Jodgrün konnte der Nucleolus rein roth gefärbt werden, während die Nucleinkörper eine intensiv blaue Färbung annahmen, das massig entwickelte Gerüst sich roth bis violett färbte. Fig. 21 stellt den Kern eines breiten Tüpfelgefässgliedes, dessen Wandverdickungen angelegt sind, nach Alkoholbehandlung dar. Nucleinkörper liegen nur in geringer Zahl an der Peripherie des Kernes. Wie in den nahezu ausgebildeten Siebröhren findet man auch in den Gefässgliedern, deren Wandverdickung fast vollendet ist, sehr substanzarme Kerne mit kleinen Nucleolen. Fig. 27 (Schnitt aus Alkoholmaterial, in Alkohol untersucht) gibt einen solchen Kern wieder. Die Nucleinkörper sind relativ gross, vom Gerüst ist mit Sicherheit nichts zu erkennen. Bis zur Ausbildung der Wandverdickungen findet man einen Zellkern und reichliches Protoplasma in den Gefässgliedern. Der (übrigens auch unter Berücksichtigung allgemeiner Ueberlegungen an sich sehr unwahrscheinlichen) Behauptung von Schmitz und Strasburger, das Protoplasma der Gefässzellen werde zur Bildung der Wandverdickungen „verbraucht“, ist schon Lange[1]) auf Grund seiner Beobachtungen entgegengetreten. Das gleichartige Verhalten der Kerne bei der Ausbildung von Siebröhren und Gefässen gestattet den Schluss, dass nicht das Vorhandensein solcher Stoffe, welche man als „Nahrungsstoffe“ anzusehen gewöhnt ist, in der unmittelbaren Umgebung des Kernes allein ausschlaggebend ist für den Gehalt des Zellkernes an Eiweiss, Nuclein und Plastin. Besonders mag betont werden, dass obwohl in den Siebröhren dem Zellkern in seiner unmittelbaren Umgebung grosse Mengen von Eiweiss zur Verfügung stehen, die Nucleolen erheblich an Masse verlieren, ebenso wie in den weit eiweissärmeren Gefässgliedern.

Aehnlich wie bei der Entwickelung von Gefässgliedern scheint sich in mancher Hinsicht nach Cavara[2]) der Kern während der Ausbildung der Idioblasten der Camelliaceen zu verhalten. In den Anfangsstadien des Wachsthums der Idioblasten scheint der Kern beträchtlich zu wachsen. Wenigstens ist derselbe in jungen Idio-

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Gefässe und Tracheiden. Diss., Marburg 1891. Vgl. auch die Angaben über das Verhalten des Zellkerns bei der Ausbildung der Gefässglieder p. 33. Desgleichen: Kallen, Das Verhalten des Protoplasma in den Geweben von Urtica urens, entwickelungsgeschichtlich dargestellt. Diss., Bonn 1882, p. 29.

2) Contributo alla morfologia ed allo Sviluppo degli idioblasti delle Camellice (Estratto dagli atti de R. istituto botanico dell' Università di Pavia. Serie II vol. IV)

blasten nach Cavara sehr viel grösser als in den umgebenden kleineren Zellen. „Riguardo alla grandezza si può dire che fino a quando la membrana dell' idioblasta è suscettibile di distensione il nucleo conserva pressochè invariate la sue dimensioni, ma dal momento che, fissatasi la forma dell' idioblasta, la membrana va via via ingrossandosi fino a raggiungere lo spessore definitivo, il nucleo diminuisee gradatamente fino a non essere più percettibile negli idioblasti appieno evoluti.“ Auch der Nucleolus, der in den Anfangsstadien des Wachsthums der Idioblasten sehr beträchtliche Grösse zeigt, beginnt mit der Dickenzunahme der Membran sich zu verkleinern. Cavara hält allerdings den „Nucleolus“ hier nicht für ein gewöhnliches Kernkörperchen, ist vielmehr auf Grund des Ergebnisses verschiedener Färbungsversuche der Meinung, dass hier ein Chromatinkörper vorläge, obwohl derselbe „si lascia appena intaccare da questi reattivi che il suddeto autore (F. Schwarz) da per solventi della cromatina.“[1])

Für die Beurtheilung der hier in Betracht kommenden Fragen ist die Untersuchung der Zellkerne in den Endospermen keimender Samen von Interesse, insbesondere die Vergleichung der Kerne bei der Keimung wachsender Endosperme mit den Kernen solcher Endosperme, welche bei der Keimung nicht wachsen.

In einer Rostocker Dissertation von Peters[2]) und in einer Jenenser Dissertation von Koeppen[3]) finden sich Angaben über die Veränderungen der Kerne in den Endospermen von in der Ausbildung begriffenen und keimenden Samen. Hier ist besonders auffallend das durchaus verschiedenartige Verhalten von Ricinus communis und Pinus Larix einerseits, Carex, Zea, Sparganium, Typha, Phytolaccaceen (Perisperm) andererseits. Bei Ricinus findet während der Keimung eine „ungeheure Vergrösserung der Kerne und Nucleolen des Endosperms statt“. Ebenso sind „die Kerne und besonders die Nucleolen in den Endospermzellen von Pinus Larix im keimenden Samen bedeutend grösser als im ruhenden“. Bei Zea und Carex hingegen erfolgt keine Veränderung der Endospermkerne während der Keimung. Bei Carex erscheinen dieselben im reifen Samen schon „degenerirt“, in Form zarter, unbestimmt contourirter Körperchen. Auch die Perispermkerne keimender Samen von Phytolacca bleiben unverändert. In den stärkehaltigen Zellen des reifenden Samens von Rivina tritt ein Zerfall

1) Vgl. Anm. 1.

2) Untersuchungen über den Zellkern in den Samen während ihrer Entwickelung, Ruhe und Keimung. 1891.

3) Ueber das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen. 1887.

des Zellkerns ein „und bei völliger Reife findet in den meisten Zellen ein gänzliches Verschwinden desselben statt.“ In den stärkehaltigen Zellen der Samen von Petiveria ist „nach verschiedenartigster Behandlungsweise“ kein Kern beobachtet worden. Die Endosperme der reifen Samen von Sparganium und Typha enthalten keine Kerne.

Das Verhalten der Kerne keimender Samen von Ricinus und Pinus Larix habe ich einer näheren Untersuchung unterzogen und gefunden, dass während der Auflösung der Reservestoffe der Nucleolus von Ricinus seinen Durchmesser um das Zwei- bis Dreifache vergrössern kann, während der Gesammtkern sein Volumen mindestens um das Dreifache zu vergrössern scheint. Wegen der sehr unregelmässigen Gestalt des Kernes im ruhenden Samen ist hier eine sichere Schätzung nicht möglich (Fig. 28 a Kerne aus dem Endosperm des ruhenden Samens; 28 b Kerne aus dem Endosperm eines keimenden Samens, dessen Reservestoffe schon merklich abgenommen haben; vgl. die Figurenerklärung). Aus einer vergleichenden Untersuchung von Alkoholmaterial ergab sich, dass die Vergrösserung des Nucleolus nicht etwa auf einer Vermehrung seines Wassergehaltes, sondern auf einer Zunahme seiner „Substanz“ beruht. Nach Behandlung mit künstlichem Magensaft erscheint der stark vergrösserte Nucleolus sehr zart, blass und substanzarm, wie man das überhaupt bei Nucleolen zu finden pflegt (Fig. 29, das Kerngerüst ist sehr zart und substanzarm). Der vergrösserte Gesammtkern besteht zu einem wesentlichen Theil seines Volumens aus Stoffen, welche durch Alkohol nicht niedergeschlagen oder „gehärtet“ werden (Fig. 30, 31). Die Figuren 32, 31, 30 stellen Kerne aus Schnitten dar, welche mit Alkohol und Aether behandelten Endospermen entstammen und in Alkohol liegend gezeichnet worden sind. Der Kern Fig. 32 gehörte dem Endosperm eines ruhenden Samens an, derjenige Fig. 31 einem Samen, dessen Keimung begonnen hatte, ohne dass eine Abnahme der Reservestoffe im Endosperm schon deutlich hervortrat. Einem in der Keimung vorgeschritteneren Samen entstammt der Kern Fig. 30. Der in Fig. 32 abgebildete Kern erschien als glänzende, ziemlich homogene Masse; procentisch ärmer an Substanzen, welche in Alkohol und Aether unlöslich sind als letzterer, sind (abgesehen vom Nucleolus) die während der Keimung vergrösserten Kerne Fig. 30, 31.

Den Gehalt der Endospermkerne an Stoffen, welche in künstlichem Magensaft unlöslich sind, zeigen die Figuren 33 (ruhender Same), 29, 34 (keimende Samen, Reservestoffe haben merklich abgenommen). Die Figuren sind nach Präparaten gezeichnet worden, welche aus

Alkohol-Aethermaterial hergestellt und darauf 2—3 Tage lang mit künstlichem Magensaft behandelt worden waren. Ueber das procentische Verhältniss von Nuclein und Plastin in den kleinen Endospermkernen des ruhenden Samens habe ich ein sicheres Urtheil nicht gewonnen. In den vergrösserten Kernen keimender Samen findet sich das Nuclein wie bei Cucurbita lediglich an kleine Kügelchen gebunden (Fig. 28 b), welche in beträchtlichen Abständen von einander namentlich in der Peripherie der Kerne angeordnet sind. Nach dem Erwärmen von Schnitten aus Alkoholmaterial unter Deckglas in Essigsäure (1 vol. conc. Essigsäure + 1 vol. destillirten Wassers) traten die kleinen Nucleinkörper sehr scharf hervor, während die Nucleolen aufquollen. Die vergrösserten Endospermkerne keimender Samen sind als procentisch sehr nucleinarm zu bezeichnen.

Bei Pinus Larix sind nach Peters in keimenden Samen die Kerne und besonders die Nucleolen der Endospermzellen bedeutend grösser als in ruhenden Samen. In den Endospermzellen der ruhenden Samen fand ich zwei bis mehrere Zellkerne[1]) von sehr unregelmässiger Gestalt. Nach den erhaltenen Bildern zu urtheilen, ist es nicht ausgeschlossen, dass bei der Keimung eine Fragmentation dieser Kerne stattfindet, welche mit einer Vermehrung der Kernsubstanzen verbunden sein könnte (Zustände, welche auf ein Vorkommen von Zelltheilungen im Endosperm während der Keimung schliessen lassen würden, kamen nicht zur Beobachtung). Davon, dass die einzelnen vorhandenen Kerne im keimenden Samen grösser sind als im ruhenden, habe ich mich nicht überzeugen können. Es wurden stets Samen in den ersten Keimungsstadien untersucht, in welche die Vergrösserung des Endosperms fällt, welche weiter unten des Näheren erörtert werden soll. Möglicherweise hängt die Verschiedenheit meiner Resultate und derjenigen von Peters damit zusammen, dass letzterer stärker vergrösserte Endosperme untersuchte als ich. In meinen Aussaaten kamen nicht unerhebliche Verschiedenheiten hinsichtlich der von den Endospermen erreichten Grössen vor. Selbstverständlich untersuchte ich auch die am stärksten vergrösserten Exemplare. Allgemein unterscheiden sich die Endospermkerne der ruhenden und keimenden Samen dadurch, dass erstere von sehr unregelmässig eckiger Gestalt sind, während letztere mehr abgerundet erscheinen. Ob Grössenunterschiede zwischen ihnen obwalten oder nicht, konnte namentlich desshalb nicht

1) Vgl. Koeppen p. 12. „In den Endospermzellen der Coniferensamen traten fast immer mehrere Kerne auf, welche, wie die Entwickelungsgeschichte von Sequoia zeigte, durch Theilung eines einzigen grossen Zellkerns entstanden sind.

sicher ermittelt werden, weil die zwischen den Reservestoffen eingeklemmten Kerne der ruhenden Samen äusserst unregelmässige Gestalt besitzen. Die Grösse der Nucleolen zeigte sowohl in ruhenden als in keimenden Samen beträchtliche Verschiedenheiten. Eine allgemeine Vergrösserung der Nucleolen während der Keimung war nicht festzustellen. Am besten erkennt man die Nucleolen in Präparaten aus Alkoholmaterial, welche mit Methylenblau gefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen worden sind.

Im inneren Bau der Kerne ruhender und keimender Samen wurden einige Differenzen beobachtet: Fig. 35 zeigt Endospermkerne ruhender Samen nach der Färbung mit einer Mischung von Diamantfuchsin und Jodgrün. Der Nucleolus erscheint homogen, roth gefärbt, übrigens ist der Kern von dunkelvioletten Granulationen erfüllt. Die Kerne keimender Samen bieten nach gleichartiger Behandlung ein abweichendes Bild (Fig. 36): der roth gefärbte Nucleolus liegt in einem hellgrün gefärbten Gerüst, welchem kleine rothe Körperchen von verschiedener Grösse eingebettet sind. Es kamen auch Präparate zur Beobachtung, in welchen diese Körperchen violett oder auch sehr dunkel gefärbt waren, so dass nicht zu entscheiden war, ob intensives Violett oder Roth vorlag. Die Körperchen scheinen den Nucleinkörpern von Cucurbita und Ricinus zu entsprechen. Auch Schnitte aus Alkoholmaterial, welche mit Methylenblau gefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen worden waren, zeigten Verschiedenheiten im Bau der Kerne ruhender und keimender Samen. Im ruhenden Samen waren die Nucleolen intensiv gefärbt, der sonstige Kern heller, ohne deutlich erkennbare Structuren. In den Kernen der keimenden Samen waren hingegen undeutliche blaue Gerüste sichtbar, welche kleine dunkelblaue Kügelchen enthielten.

Während demnach in den Endospermen keimender Samen bei Ricinus starke Vergrösserung der Kerne und Nucleolen, sowie Veränderungen bestimmter Art in den ausserhalb des Nucleolus belegenen Theilen der Kerne erfolgen, bei Pinus Larix nach meinen Befunden nur letztere Veränderungen sichergestellt werden konnten, nach Peters aber auch Wachsthum der Kerne und Nucleolen stattfindet, konnte ich in den Endospermen keimender Samen von Zea Mays [1]) und Hyacinthus candicans keinerlei Veränderungen der Kerne beobachten. Fig. 37 zeigt einen Theil einer Amylum-erfüllten Endo-

1) Vgl. Koeppen l. c. p. 29. Raciborski, Zur Morphologie des Zellkerns der keimenden Samen. (Anzeiger der Akad. d. Wiss. in Krakau, März 1893.) Derselbe, Ueber die Chromatophilie der Embryosackkerne (ebenda, Juli 1893).

spermzelle von Zea aus einem ruhenden Samen (Alkohol-Aether-Material, Essigcarmin, Canadabalsam). Das Zellplasma ist hell, der sehr unregelmässig gestaltete Kern intensiv gefärbt, jedoch ohne erkennbare Gerüste und Nucleolen. Das Scutellargewebe enthält normale Kerne, wie sie in den Figuren 38, 39 aus ruhenden Samen dargestellt sind (Alkohol-Aether-Material, Essigcarmin, Canadabalsam). In den abgebildeten Kernen des Scutellargewebes (Fig. 38, 39 a) sind die Nucleolen schwach gefärbt, verschwommen, die Gerüste treten intensiv gefärbt, scharf hervor; sie sind auf die Peripherie des Kernes beschränkt, während das Innere desselben von einer schwach gefärbten, verschwommenen Masse erfüllt wird. Die Kerne des Scutellarepithels zeigen eine abweichende Anordnung des Gerüstes (Fig. 39 b).

Bei der Keimung der Samen tritt während der Auflösung der Reservestoffe eine nachweisbare Veränderung der Kerne in den Endospermzellen von Zea nicht ein. Fig. 40 gibt den Kern einer Endospermzelle wieder, deren Amylum gelöst worden ist (Alkohol-Aether-Material, Essigcarmin, Canadabalsam). In den Endospermkernen keimender Samen von Hyacinthus candicans findet eine wahrnehmbare Veränderung während der Auflösung der Reservestoffe ebenfalls nicht statt. Weder der Nucleolus noch das Kerngerüst lässt eine Veränderung erkennen. Insbesondere erscheint der Nucleingehalt von Kernen ruhender Samen, von Samen, deren Reservestoffe in der Auflösung begriffen und von solchen, deren Reservestoffe fast vollständig geschwunden sind, gleich. Der Nucleolus vergrössert sich während der Keimung nicht. Ob eine Vergrösserung des Gesammtkernes stattfindet oder nicht, war wegen der unregelmässigen Gestalt der Kerne im ruhenden Samen nicht sicher zu ermitteln. Es schien nicht der Fall zu sein, jedenfalls ist die Volumveränderung, wenn vorhanden, nicht in die Augen fallend.

Es liegt nahe das verschiedenartige Verhalten der Kerne in den Endospermen von Ricinus und Pinus Larix einerseits, von Zea Hyacinthus, Carex etc. andererseits zu dem differenten Verhalten in Beziehung zu setzen, welches diese Endospermen selbst zeigen. Wie schon Mohl[1]) und van Tieghem[2]) gefunden haben, wächst das Endosperm von Ricinus bei der Keimung beträchtlich.[3]) Die Endosperme von Zea und Hyacinthus lassen hingegen kein Wachs-

1) Bot. Ztg. 1861 Nr. 36.

2) Sur la digestion de l'albumen. Ann. Sc. nat. 1876, 6. Sér. T. IV.

3) Hinsichtlich der Endosperme, welche bei der Keimung wachsen, vgl. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, S.-A. p. 550.

thum während der Keimung erkennen. Nach Mohl hatte das Endosperm eines ruhenden Samens von Ricinus die Länge von 9,6, die Breite von 6,5 mm. Das Endosperm eines gekeimten Samens, dessen Radicula 4 Zoll lang war, hatte dagegen eine Länge von 16 und eine Breite von 12,5 mm. In absoluten Alkohol gelegt, zog es sich nur um 0,5 mm der Länge nach zusammen. Die Messung anderer gekeimter Samen ergab ähnliche Zahlen. Ein dünner Längsschnitt des oben erwähnten Endosperms eines ruhenden Samens dehnte sich in Wasser auf nur 10 mm aus. Ein zweites, halbirtes Endosperm von gleicher Länge hatte nach 5 Stunden in Wasser seine Länge auf 11 mm, seine Breite auf 8 mm vergrössert, welche Dimensionen nach längerem Aufenthalt in Wasser stationär blieben. Aus diesen Beobachtungen schliesst Mohl, dass die Vergrösserung des Endosperms bei der Keimung „nicht auf hygroskopischer Anschwellung seiner Zellen, sondern auf einem wirklichen Wachsthum beruht".

Im keimenden Endosperm von Ricinus fand Mohl eine Bildung von Amylum, welche an demjenigen Ende des Samens begann, gegen welches das Würzelchen gerichtet war. Später war hier „eine grosse Zahl verhältnissmässig grosser Amylumkörner vorhanden, während im übrigen Albumen sich dieselben nur in den äussersten Zellschichten, aber nicht in seiner Mitte und in dem an den Cotyledonen anliegenden Theile entwickelten". Da die Bildung von Amylum keine nothwendige Uebergangsstufe von fettem Oel zu Zucker darstellt, hält Mohl es für möglich, dass die Bildung von Amylum bei Ricinus mit dem Wachsthum in Verbindung steht. Van Tieghem beobachtete, dass Endosperme, welche von den Embryonen getrennt, unter günstige Keimungsbedingungen gebracht wurden, sich erheblich vergrösserten. Endosperme von 12 mm Länge und 8 mm Breite erreichten in einem Monat 22 mm Länge, 16 mm Breite und wurden auch etwas dicker. Das Endosperm ganzer Samen von 12 mm Länge und 8 mm Breite erreicht bei der Keimung 30 mm Länge und 20 mm Breite. Die Vergrösserung ist nach van Tieghem zuzuschreiben „surtont à l'agrandissement des cellules et au développement des méats aérifères qui les séparent".

Unter normalen Verhältnissen bildet sich während der Keimung nach van Tieghem entweder kein Amylum, oder dasselbe tritt nur hie und da in einigen peripheren Zellen auf. Hier wurde durch von Gris[1]) die Bildung von Amylum beobachtet. Dem gegenüber kann ich die weiter oben mitgetheilten Angaben von Mohl bestätigen. — Messungen

1) Recherches sur la germination. Ann. Sc. nat. V. Sér. II, p. 54, 1864.

keimender Endosperme ergaben ähnliche Resultate wie die von Mohl und van Tieghem erzielten. Drei von der Samenschale befreite, zum Keimen ausgelegte Endosperme zeigten zur Zeit der Aussaat und 6 Tage später folgende Maasse:

	Zur Zeit der Aussaat			6 Tage nach der Aussaat			
	Länge	Breite	Dicke	Länge	Breite	Dicke	Länge der aus dem Endosperm ausgetretenen Theile des Keimlings
1.	10,5	7,5	5	17,5	13,5	5	30,5
2.	11,0	7	5	19	13	5	20
3.	10,0	6,5	5	17	13	5	20

Eine stärkere Vergrösserung des Endosperms als in den vorstehend mitgetheilten Fällen wurde auch bei weiteren Keimungsversuchen mit ganzen Samen von längerer Dauer, bis zur völligen Entleerung der Endosperme, nicht beobachtet, wohl aber, als das Endosperm Nr. 3 der vorstehenden Tabelle sechs Tage nach der Aussaat parallel zur Fläche der Cotyledonen halbirt und nun eine Endospermhälfte für sich weiter cultivirt wurde. Dieselbe erreichte nach zwei Tagen eine Länge von 22 mm, begann aber dann zu faulen.

Das Endosperm Nr. 1 der vorstehenden Tabelle gelangte sechs Tage nach der Aussaat gleichzeitig mit einem ruhenden, von der Samenschale befreiten Endosperm in absoluten Alkohol. Das ruhende Endosperm besass vor dem Einlegen in Alkohol folgende Maasse: Länge 10,5, Breite 7, Dicke 5. Nach 14 Tagen hatte sich an diesen Maassen nichts geändert, während das gekeimte Endosperm eine geringfügige Verkleinerung erfahren hatte. Es maass in der Länge 16, Breite 12,5, Dicke 5. Da das Gleichbleiben der Dicke auch bei einer Schrumpfung des Endosperms möglich gewesen wäre, wenn sich der die Cotyledonen enthaltende Raum im Innern gleichzeitig vergrössert haben würde, so wurde auch der Querschnitt einer Hälfte von Endosperm Nr. 3 gemessen. Das Endosperm wurde zunächst parallel zur Fläche der Cotyledonen halbirt, dann wurde die eine Hälfte senkrecht zur Fläche der Cotyledonen quer durchschnitten und gemessen. Sie besass in ihrer Mitte eine Dicke von 2,5, nach 14tägigem Verweilen in absolutem Alkohol betrug die Dicke 2,25, es war also nur eine sehr geringe Schrumpfung eingetreten.

Die Angabe van Tieghem's, dass die Vergrösserung des Endosperms einer Vergrösserung der Zellen und einer Ausbildung

der Intercellularräume [1]) zuzuschreiben sei, kann ich bestätigen. Die Zellwände sind in den keimenden Endospermen im Allgemeinen dicker als in den ruhenden. Das zeigte sich sowohl bei der Untersuchung von Schnitten in Alkohol als auch in Wasser.

Aus der Gesammtheit der vorstehenden Angaben ergibt sich, dass das Endosperm von Ricinus bei der Keimung erheblich wächst, und zwar unter Vermehrung der Wandsubstanz seiner Zellen.

Wie bei Ricinus, so finden auch bei Pinus Larix und anderen Coniferen ein Wachsthum des Endosperms bei der Keimung statt. Schon Mohl beobachtete (l. c.), dass bei der Keimung von Pinus Pinea die Samenschale in zwei Klappen zersprengt wird, welche in Folge weiterer Vergrösserung des Endosperms weit auseinander getrieben werden. Zur Sprengung der Samenschale reicht nach Mohl „die hygroskopische Anschwellung des Kernes hin, was daraus erhellt, dass einzelne Samen, deren Embryo unentwickelt blieb, die Samenhaut soweit zersprengten, dass ein feiner Riss dieselbe in zwei Klappen theilte". Von der weiteren Vergrösserung des Endosperms, durch welche die Klappen der Samenschale weit auseinander getrieben werden, meint Mohl, sie könne die Folge eines wirklichen Wachsthums sein, „allein sie spricht, da sie nicht sehr bedeutend ist, nicht nothwendiger Weise für ein solches, sondern sie könnte auch Folge einer mechanischen Ausdehnung sein, welche das Albumen durch den in seinem Innern sich vergrössernden Embryo erleidet". Sicher nachgewiesen wurde ein Wachsthum des Endosperms keimender Coniferensamen durch Tscherning.[2]) Die Sprengung der Samenschale bei Taxus baccata und das darauffolgende Hervortreten des Endosperms beruht nach Tscherning auf einem Wachsthum des letzteren. Das lässt sich, wie Tscherning ausführt, „wenigstens was das Wachsthum in der Breite anbelangt, am klarsten nachweisen, wenn man Querschnitte von keimenden und mit absolutem Alkohol entwässerten Samen mit solchen von ruhenden vergleicht. Es zeigt sich dann alsbald, dass der Scheibenring des Eiweisskörpers, welcher den centralen Kreis des Embryo umgibt, bei ersteren eine grössere

---

1) Die Frage, ob etwa schon im ruhenden Samen sehr kleine Intercellularräume vorhanden sind oder nicht, habe ich nicht untersucht (nach Gris l. c. p. 34 fehlen sie). Abbildungen der Endospermzellen aus den ruhenden und keimenden Samen finden sich bei Gris l. c. T. 1 Fig. 1 und T. 2 Fig. 7.

2) F. A. Tscherning, Untersuchungen über die Entwickelung einiger Embryonen bei der Keimung. Diss., Tübingen 1872.

Breite erlangt hat als bei letzteren. In Folge der Keimung hat sich der den Embryo bergende Raum erweitert, auch sind in Folge eben derselben die innersten Schichten des Eiweisskörpers corrodirt worden. Wenn nun nach Obigem dessenungeachtet nicht eine Verschmälerung, sondern eine Erbreiterung des Eiweissringes sich herausstellt, die nach vergleichenden Messungen durchschnittlich immerhin 1 mm erreicht, so folgt hieraus, dass das Wachsthum des Eiweisskörpers sogar ein nicht unbeträchtliches ist. Weniger genau ist das Längenwachsthum nachzuweisen, weil an der Stelle, wo der Embryo hervortritt, ein Theil des Eiweisskörpers corrodirt wird". In allen Zellen des Eiweisskörpers bildet sich im Verlaufe der Keimung Stärke.

Auftreten von Stärke im Endosperm und Wachsthum desselben wurde von Tscherning, wie derselbe am Schlusse seiner Arbeit in Kürze bemerkt, des Weiteren bei Thuja orientalis, occidentalis, Pinus Pinea, sylvestris, Larix, Picea, Abies beobachtet.

Die Vergrösserung des Endosperms fällt bei Keimlingen derselben Aussaat von Larix sehr verschieden aus. Vielfach ist dieselbe nur geringfügig, es werden die zunächst durch einen feinen Riss getrennten Hälften der Samenschale nicht weiter auseinander getrieben, obwohl der Keimling sich normal entwickelt, während in anderen Fällen die Hälften der Samenschale in der von Mohl für die Pinie beschriebenen Weise durch das sich vergrössernde Endosperm weit auseinander getrieben werden (Fig. 41). Nach dem Austreten der Radicula aus dem Endosperm scheint eine weitere Vergrösserung desselben nicht mehr zu erfolgen.

Nicht mehr haltbar ist unseren heutigen Kenntnissen zufolge die Meinung Mohl's, dass die hygroskopische Anschwellung des Endosperms genügen muss, um die Samenschale zu sprengen, weil auch bei solchen Samen (der Pinie) die Schale gesprengt werden kann, deren Embryo sich nicht weiter entwickelt. Es könnte hier ja ein von der Entwickelung des Embryo unabhängiges Wachsthum des Endosperms wie bei Ricinus vorliegen. Dass bei Larix die Vergrösserung des Endosperms nicht die Folge einer mechanischen Ausdehnung durch den wachsenden Embryo ist, sondern auf Wachsthum beruht, konnte ich folgendermaassen nachweisen: Mit einem starken Messer wurde am breiten Ende einiger Samen durch einen queren Schnitt ein Stück abgetragen, so dass der obere, die Cotyledonen enthaltende Theil der Embryonalhöhle geöffnet wurde. Dann wurden die Samen unter günstige Keimungsbedingungen gebracht. Einige Samen gingen durch Fäulniss zu Grunde, andere keimten, wie Fig. 42

zeigt. Die Samenschale wurde nicht gesprengt, sondern der Keimling trat mit seinen Cotyledonen aus der durch den Schnitt gebildeten Oeffnung hervor. Das Endosperm, dessen oberer Theil durch den Schnitt abgetrennt worden war, und welches vor der Aussaat die Samenschale nicht überragte, wuchs bei der Keimung um 1 mm aus derselben hervor. Ein Längsschnitt (Fig. 43) zeigte, dass das Endosperm bis in die äusserste Spitze des Schalenhohlraumes reichte, was bei ruhendem Samen nicht der Fall zu sein pflegt (Fig. 44). Der Keimling reichte mit der Spitze der Radicula nicht bis in den unteren Theil des Embryonalhohlraumes hinab. Nach fünftägigem Verweilen in absolutem Alkohol konnte nur eine äusserst geringfügige Verkürzung des Endosperms festgestellt werden. Die bei der Keimung entstandene Verlängerung blieb fast unvermindert bestehen. Dass die Verlängerung, welche hier das Endosperm erfahren hat, nicht auf eine mechanische Ausdehnung durch den wachsenden Embryo zurückgeführt werden kann, liegt auf der Hand. Fig. 45 zeigt ein Endosperm mit Keimling nebst zugehöriger Samenschalenhälfte. Wäre die Vergrösserung dieses Endosperms, welche sich aus einem Vergleich desselben mit der zugehörigen Schalenhälfte ergibt, lediglich durch mechanische Ausdehnung erfolgt, so müsste der Mantel, den dasselbe um den Keimling bildet, dünner sein als im ruhenden Samen. Vergleichende Messungen ergaben jedoch, dass letzteres nicht der Fall sei. Das Endosperm von Larix kann demnach bei der Keimung wachsen.

Die Intercellularräume in den Endospermen der keimenden Samen schienen nicht grösser, die Zellwände nicht dünner zu sein als in denjenigen der ruhenden Samen.

Bei Zea Mays findet während der Keimung ein wahrnehmbares Wachsthum des Endosperms nicht statt. Die Gestalt der zur Messung verwendeten Maiskörner ergibt sich aus der Betrachtung der Figuren 46, 47, 48. Der schattirte Theil entspricht überall dem Endosperm, der nicht schattirte dem Embryo. Die Messungen wurden mit einem Zirkel bei a b, c d, e f, i k, g h ausgeführt. Dabei wurden Körner ausgewählt, deren Embryo sich bei e nicht vor das Endosperm schob. i k und g h wurden gemessen, um einen etwaigen Antheil des Embryo an einer Vergrösserung des Kornes zu ermitteln.

Einige Messungsresultate, aus welchen hervorgeht, dass bei Zea ein Wachsthum des Endosperms während der Keimung, wie es für Ricinus und Larix festgestellt worden ist, nicht vorkommt, mögen hier mitgetheilt werden.

Jede Tabelle bezieht sich auf je ein in verschiedenen Zuständen gemessenes Korn.

	Ruhendes Korn	24 Stunden nach Aussaat Keimling noch nicht ausgetreten	Radicula 33 mm Spross 11 mm	Radicula 80 mm Spross 28 mm
a b	10,5	11,25	11,25	11,25
c d	7,0	7,0	7,0	7,0
e f	4,0	5,0	5,0	5,0
g h	4,0	4,5	4,75	5,5
i k	4,5	5,0	6,0	6,0

	Ruhendes Korn	Radicula 24 mm Spross 12 mm	Nach 2monatl. Verweilen in absol. Alkohol
a b	10,0	11,0	10,5
c d	7,0	8,0	7,75
e f	3,5	4,0	3,5
g h	3,5	5,0	4,5
i k	4,5	6,0	5,5

	Ruhendes Korn	Radicula 23 mm Spross 10 mm	Zwei Tage bei Zimmertemperatur getrocknet	Mehrere weitere Tage bei Zimmertemp. getr.
a b	9,5	10,5	10,0	10,0
c d	6,5	7,0	7,0	7,0
e f	4,5	5,0	4,75	4,5
g h	4,0	5,0	4,0	4,0
i k	4,5	5,5	5,0	5,0

	Ruhendes Korn	24 St. nach Aussaat Keiml. noch nicht ausgetreten	Radicula 20 mm Spross 7 mm	Zwei Tage bei Zimmertemp. getrocknet	Mehrere weitere Tage bei Zimmertemp. getr.
a b	10,0	11,0	11,0	10,25	10,0
c d	6,5	7,5	7,5	7,0	6,5
e f	4,5	5,5	5,5	4,75	4,5
g h	4,0	4,5	4,5	4,5	4,0
i k	5,0	5,5	5,5	5,5	5,0

	Ruhendes Korn	Radicula 22 mm Spross 8 mm	Radicula 100 mm Spross 37 mm	Nach 2monatl. Verweilen in absolutem Alkohol
a b	11,0	12,25	12,25	11,5
c d	7,0	7,5	7,5	7,5
e f	3,75	4,5	4,5	3,75
g h	4,5	4,5	5,5	
i k	5,0	6,5	6,5	

Auch bei Hyacinthus candicans findet ein Wachsthum des Endosperms während der Keimung nicht in nachweisbarer Art statt. Die Samenschale wird nicht gesprengt. Genauere Untersuchungen fehlen, da sich der genaueren Messung der Endosperme hier besondere technische Schwierigkeiten entgegenstellen.

In den nicht nachweisbar wachsenden Endospermen von Zea und Hyacinthus findet bei der Auflösung der Reservestoffe während der Keimung, wie weiter oben ausgeführt worden ist, keine erkennbare Veränderung des Zellkerns statt. Bei Zea liegt ein eigenthümlich veränderter Kern vor. Es ist möglich, dass diese veränderte Beschaffenheit ihn unfähig macht, bei der Keimung zu wachsen, obwohl „Nahrungsstoffe“ in seiner Umgebung reichlich vorhanden sind. Dass die Kerne in den Endospermen ruhender Samen vollständig zu Grunde gegangen sein können, beweisen die Angaben von Peters und Köppen über Carex, Rivina, Petiveria, Sparganium und Typha [1]). Bei Hyacinthus candicans hingegen sind die Kerne im reifen Endosperm anscheinend wohl erhalten, und dennoch findet bei der Keimung kein nachweisbares Wachsen von Kern und Nucleolus, keine sonstige erkennbare Veränderung der Kernstructur statt. Da also einerseits die Auflösung der Reservestoffe ohne Kern vor sich gehen kann, und andererseits, wenn ein Kern vorhanden ist, an diesem durch den Auflösungsvorgang der Reservestoffe an sich noch keine nachweisbaren Veränderungen herbeigeführt zu werden brauchen, so liegt die Vermuthung nahe, dass die starke Vergrösserung der Kerne, das Wachsthum der Nucleolen bei Ricinus nicht mit der Auflösung der Reservestoffe in Verbindung steht, sondern mit dem erheblichen Wachsthum, durch welches sich das Endosperm von Ricinus während der Keimung vor den Endospermen von Zea und Hyacinthus auszeichnet. Bei Pinus Larix sind die von mir am Kern beobachteten Veränderungen viel geringeren Grades als bei Ricinus, während Peters am keimenden

1) Anm. 3.

Samen von Pinus Larix bedeutende Vergrösserung der Kerne und besonders der Nucleolen beobachtete. Eine Erklärung dieser Beobachtungsdifferenz wurde weiter oben versucht.

Für ein vergleichendes Studium der Kernveränderungen in Zellen, welche sich hinsichtlich ihres Wachsthums verschieden verhalten, erwiesen sich die Epidermen der Blätter von Galanthus nivalis und Hyacinthus orientalis als geeignet.

Die Epidermis von Galanthus gelangte nach Behandlung mit Alkohol und Färbung in einem Gemisch von Diamantfuchsin und Jodgrün zur Untersuchung. In den erzielten Präparaten hatten die nucleinhaltigen Theile der Kerne blaue bis violette, die Nucleolen rothe Färbung angenommen. Die Hyacinthenepidermis wurde entweder nach Behandlung mit Alkohol oder frisch mit Essigcarmin gefärbt. Nach dieser Behandlungsweise färben sich bekanntlich nur die nucleinhaltigen Theile des Kernes intensiv und erscheinen ungequollen, scharf begrenzt, während die Nucleolen quellen und sich wenig oder gar nicht färben.[1])

Wie aus Figur 49 zu ersehen ist, zeigen die Kerne der Spaltöffnungsmutterzelle und ihrer Schwesterzelle bei Hyacinthus, schon bevor sie die Form ruhender Kerne angenommen haben, eine verschiedenartige Gestaltung ihrer nucleinhaltigen Theile. Die Spaltöffnungsmutterzelle vergrössert sich nur wenig, während ihre Schwesterzelle stark wächst. Dementsprechend verändert sich die Gestalt der Kerne. Während ihrer Gestaltsveränderung scheint eine sehr wesentliche Verschiedenheit im procentischen Nucleingehalt zwischen dem Kerne der Spaltöffnungsmutterzelle und demjenigen der Schwesterzelle zu entstehen, wie das die Figuren 50—53 erkennen lassen. Im Stadium der Fig. 53 ist der Gegensatz zwischen dem Kern der Spaltöffnungsmutterzelle und demjenigen der Schwesterzelle sehr auffallend. Der erstere scheint der nucleinreichere zu sein. Wenn später auch die Spaltöffnungsmutterzelle und ihr Kern mehr herangewachsen sind, scheinen sich die Kerne in ihrem Nucleingehalt einander mehr zu nähern (Fig. 54). Dann aber erfolgt unmittelbar vor der Theilung der Spaltöffnungsmutterzelle eine beträchtliche procentische und absolute Steigerung im Nucleingehalt des Kernes dieser Zelle (Fig. 55). Fig. 56 zeigt die jungen Schliesszellen und den Kern aus der Schwesterzelle ihrer Mutterzelle. Die kleinen Schliesszellenkerne scheinen durch hohen Nucleingehalt ausgezeichnet zu sein. Mit dem Wachsthum der Schliess-

1) Vgl. E. Zacharias, Ueber den Nucleolus, Bot. Ztg. 1885, p. 264, und Beiträge etc., Bot. Ztg. 1887, p. 285.

zellen und ihrer Kerne scheint der procentische Nucleingehalt der letzteren zu sinken.

Ein sicheres Urtheil über die thatsächlich vorhandenen Differenzen im procentischen Nucleingehalt der in Rede stehenden Kerne wird dadurch erschwert, dass der Durchmesser senkrecht zur Fläche der Epidermis bei den Kernen der Spaltöffnungsmutterzellen und Schliesszellen grösser ist, als bei den übrigen Epidermiszellkernen. Epidermisstücke, welche 24 Stunden in Alkohol gelegen hatten und darauf kurze Zeit schwach in 0,3 procentiger Salzsäure erwärmt worden waren, besassen gequollenes Zellplasma, während die nucleinhaltigen Theile der Kerne sehr scharf und glänzend hervortraten. In Bezug auf den procentischen Gehalt der Kerne an Nuclein ergab die Untersuchung der mit Salzsäure behandelten Präparate dasselbe Resultat wie diejenige der mit Essigcarmin gefärbten.

Zur Feststellung des Verhaltens der Nucleolen ist die Epidermis der Blätter von Galanthus nivalis besser geeignet als diejenige der Blätter von Hyacinthus, da bei Galanthus die Kerne je einen Nucleolus, bei Hyacinthus aber mehrere Nucleolen besitzen.

Die Kerne der kleinen Spaltöffnungsmutterzellen von Galanthus zeigen in den Figuren 57, 58, 59 kleinere Nucleolen als die Kerne der stärker herangewachsenen Schwesterzellen. Weit beträchtlicher ist noch die Grössendifferenz zwischen den Nucleolen der jungen Schliesszellenkerne und der Kerne der benachbarten, grossen, noch in weiterem Wachsthum begriffenen Epidermiszellen. [Fig. 60 [1]), 61, 62.] In manchen Fällen sind die Nucleolen der Schliesszellenkerne durch die intensiv gefärbten, dichten Nucleingerüste derartig verdeckt, dass ihre Wiedergabe mit Hülfe des Zeichenapparates nicht gelingt. In Fig. 60 sind sie jedoch bei S zu erkennen, ebenso in Fig. 62a. Bezüglich des Nucleingehaltes der Kerne sind die Figuren zu vergleichen. In Fig. 63 ist ein älterer Zustand dargestellt. Die Schliesszellen sind gewachsen, die Kerne scheinen im Vergleich mit jüngeren Stadien nucleinärmer geworden zu sein. Man erkennt in der Mitte der Kerne eine punktförmige helle Stelle, an welcher bei stärkerer

1) Die Kerntheilungsfigur in der Fig. 60 ist in der Zelle nicht derartig angeordnet, dass die Linie, welche die Kernpole verbindet, wie das sonst meist der Fall ist, senkrecht zur später auftretenden Scheidewand verläuft. Eine ähnliche Lage nimmt die Kerntheilungsfigur bei den Theilungen ein, die zur Bildung der Spermatozoidmutterzellen von Chara führen (Schottländer, Beitr. z. Kenntn. d. Zellkerns u. d. Sexualz. bei Kryptogamen; F. Cohn, Beitr. z. Biologie d. Pfl. Bd. VI, Taf. V Fig. 39—41; Belajeff, Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen, Flora, Ergänzungsbd. 1894, Taf. I Fig. 4—6).

Vergrösserung ein sehr kleiner Nucleolus beobachtet werden kann. Die Nucleolen (auch diejenigen der benachbarten Epidermiszellen) haben sich im Stadium der Fig. 63 demjenigen der Fig. 62 gegenüber verkleinert. Dass eine „Abnahme der Nucleolarsubstanz mit zunehmendem Alter der Kerne eine sehr verbreitete Erscheinung zu sein scheine", habe ich im Anschluss an eine Untersuchung der Blätter von Galanthus schon in meiner Arbeit über den Nucleolus (Bot. Ztg. 1885 p. 292) hervorgehoben.

Messungen in den Schwesterzellen der Spaltöffnungsmutterzellen und den sonstigen Epidermiszellen ergaben, dass das Volumen des Nucleolus der wachsenden Zellen zunächst wächst, um dann, während die Zelle sich noch weiter vergrössert, eine Zeit lang constant zu bleiben. Schliesslich erfolgt eine Abnahme des Nucleolarvolumens. In den Spaltöffnungsmutterzellen, die sehr viel langsamer wachsen, als ihre Schwesterzellen, ist auch die Vergrösserung der Nucleolen eine geringere. Die Vergrösserung der Nucleolen beruht nicht, oder doch jedenfalls im Wesentlichen nicht auf Wasseraufnahme, wie die vergleichende Untersuchung von Alkoholmaterial zeigt. Auch nach Behandlung mit Alkohol sind die Grössendifferenzen vorhanden, und die grossen Nucleolen erscheinen nicht minder dicht als die kleinen.

Sehr geeignet, den Nucleingehalt der Kerne scharf hervortreten zu lassen, ist ein schwaches Erwärmen der Schnitte aus Alkoholmaterial unter Deckglas in verdünnter Essigsäure (1 vol. concentr. Essigsre. + 1 vol. Wasser)[1]). Die nucleinhaltigen Theile des Kernes nehmen dann ein ausserordentlich scharf contourirtes und glänzendes Aussehen an, während die Nucleolen und das Zellprotoplasma stark quellen. Diese Verschiedenheit zwischen den Nucleinkörpern und dem sonstigen protoplasmatischen Zellinhalt tritt nicht in der Weise hervor, wenn das Alkoholmaterial zunächst mit künstlichem Magensaft, dann wieder mit Alkohol behandelt, und dann erst dem Erwärmen in verdünnter Essigsäure unterworfen wird. Nach dieser Behandlungsweise bleibt die Quellung des Zellplasmarestes aus, oder erreicht doch nur einen verhältnissmässig geringen Grad. Die Untersuchung der mit Alkohol behandelten Epidermis von Galanthus nach

---

1) Eingehendere Untersuchungen über das Verhalten des Zellkerns gegen Essigsäure sind schon von Auerbach angestellt worden (Organologische Studien Heft I p. 39, 1874; ausführliches Citat bei E. Zacharias, Ueber den Zellkern, Bot. Ztg. 1882, p. 632). Weitere Angaben finden sich bei F. Schwarz (Die morpholog. und chem. Zusammensetzung des Protoplasmas, Beitr. zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn, V. Bd. 1. Heft, 1887, p. 109).

schwachem Erwärmen in verdünnter Essigsäure ergab bezüglich des Nucleingehaltes der Kerne dieselben Resultate wie die Doppelfärbungen. Die glänzende Substanz entsprach in Menge und Vertheilung durchaus der violettgefärbten in den Figuren 57, 58, 60, 63. Auch Färbung mit Essigcarmin führte zu gleichartigen Ergebnissen.

Es scheinen stets die schwächer wachsenden Zellen viel reicher an Nuclein zu sein als die stärker wachsenden. Indessen ist bei der Beurtheilung der erhaltenen Bilder dem Umstande Rechnung zu tragen, dass, wie Schwarz[1]) festgestellt hat, die Zellkerne während ihrer Vergrösserung flacher werden.

Entsprechend dem geschilderten Verhalten der stärker wachsenden Schwesterzelle zur Spaltöffnungsmutterzelle bei Galanthus und Hyacinthus scheint sich nach Bühler[2]) dasjenige der jungen Eizelle zu ihrer Schwesterzelle beim Kaninchen zu gestalten. Bühler hat beim Kaninchen gefunden, dass sich durch indirecte Theilung einer Keimepithelzelle zwei übereinanderliegende gleich grosse Zellen bilden, deren Kerne, nach den Abbildungen zu schliessen, gleichartig sind. Die dem Stroma aufliegende Zelle bildet sich zur Eizelle aus. Sie wächst stärker als ihre Schwesterzelle, so dass sie in einem bestimmten Stadium die letztere wohl um das fünffache an Grösse übertrifft. Aus den Abbildungen folgt, dass Kern und Nucleolus sehr viel grösser werden als die gleichen Organe der Schwesterzelle, auch scheint gleichzeitig mit dem stärkeren Wachsthum der Kern der Eizelle procentisch chromatinärmer zu werden, als sein Schwesterkern.

Eine Reihe weiterer in der Litteratur zerstreuter Angaben über die Beschaffenheit der Kerne wachsender Zellen mag hier angeschlossen werden:

Lavdowsky[3]) untersuchte wachsende Wurzeln von Vicia Faba. Der in Fig. 33, Taf. XXVIII, XXIX dargestellte Längsschnitt zeigt bei B nahe der Wurzelspitze kleinere Zellen, welche nach A hin in grössere, der Wurzelbasis mehr genäherte Zellen übergehen. Mit der Vergrösserung der Zellen geht auch eine Vergrösserung der Kerne und Nucleolen Hand in Hand, während eine procentische Abnahme der nucleinhaltigen Theile der Kerne eintreten zu können scheint. Ueber das

1) Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Theilung, l. c. p. 81.

2) Beiträge zur Kenntniss der Eibildung beim Kaninchen (Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894).

3) Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen (Anatom. Hefte, herausgeg. von Merkel und Bonnet 1894). — Vgl. Anm. 4.

Verhalten der nucleinhaltigen Theile lässt sich jedoch auf Grund der Abbildung Fig. 33 kein sicheres Urtheil gewinnen.

Fig. 67, Taf. XXX, XXXI, stellt einen Querschnitt aus dem jungen Fruchtknoten von Lilium Martagon dar. Der grosse, mit grossem Nucleolus versehene Kern des noch nicht ausgewachsenen Embryosackes ist procentisch sehr viel ärmer an nucleinhaltiger Substanz als der Kern der relativ kleinen umgebenden Zellen. Schon früher hat Rosen[1]) einen entsprechenden Zustand von Tulipa abgebildet. Der Abbildung, welche Lavdowsky für den Wurzelvegetationspunkt von Vicia Faba mitgetheilt hat, ist Ziegler's und vom Rath's[2]) Abbildung des blinden Endes des Leberschlauches eines erwachsenen Astacus fluviatilis an die Seite zu stellen. „Man sieht den Regenerationsherd, welcher den obersten Theil des Schlauches einnimmt und in welchem die Kerne einen jugendlichen Charakter haben; zahlreiche Mitosen findet man hier vor; unterhalb des Regenerationsherdes nehmen die Kerne bedeutend an Grösse zu, die Zellen vergrössern sich und der Durchmesser des Schlauches wächst.“ Die Abbildung berechtigt zu der Annahme, dass mit der Vergrösserung der Kerne eine Vergrösserung der Nucleolen und eine procentische Abnahme der färbbaren Gerüstsubstanz verbunden ist.

Wie Raciborski[3]) mittheilt, vergrössern sich bei Cabomba nach der Befruchtung die Zellen des Nucellus sehr bedeutend, ihre Kerne wachsen stark, verändern amöbenartig ihre Gestalt, bilden in ihrem Innern grössere Vacuolen und theilen sich in zahlreichen Zellen direct durch Fragmentation. Dabei scheint in diesen Kernen kein Nucleinzuwachs zu erfolgen, das Chromatingerüst ist locker und weitmaschig.

Dangeard[4]) fand bei Synchytrium Taraxaci, dass die Zoospore, nachdem sie im Gewebe des Wirthes angelangt ist und ihre Cilien verloren hat, sich abrundet und sehr rasch an Volumen zunimmt „le

---

1) Ueber tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne (F. Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. V, Taf. 16, Fig. 14). Hinsichtlich neuerer Mittheilungen von Rosen vgl. E. Zacharias, Ueber Beziehungen des Zellenwachsthums zur Beschaffenheit des Zellkerns (Berichte der Deutschen Bot. Gesellsch. 1894, Heft 5). Die thatsächlichen Befunde von Rosen scheinen mit den von mir entwickelten Vorstellungen nicht unvereinbar zu sein.

2) Ziegler und vom Rath, Amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden (Biolog. Centralbl. Bd. XI, Nr. 24, 1891).

3) Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen (Flora 1894, Heft 3, S.-A. p. 10).

4) Étude du noyau dans quelques groupes inférieurs de végétaux; note préliminaire (Le Botaniste 1. Sér., 1. Sept. 1889, p. 209).

noyau augmente lui-même dans des proportions très grandes". Wenn die Zelle einen Durchmesser von 94 μ erreicht hat, beträgt der Durchmesser des Kernes 14 μ, derjenige des Nucleolus 8 μ. In den Zellen, welche bei Exoascus deformans zu Ascis werden, finden sich nach Dangeard[1]) zwei Kerne. Diese verschmelzen zu einem Kern, welcher dann gleichzeitig mit der Zelle an Volumen zunimmt. Dass auch ein beträchtliches Wachsthum des Nucleoles stattfindet, ist aus Fig. 4 zu ersehen.

Nach Francé[2]) ist bei den Polytomeen die Grösse des Zellkerns ziemlich variabel und steht mit der Körpergrösse im engsten Zusammenhang. Bei den jüngsten Individuen, deren Länge kaum 9 μ erreicht, ist der Durchmesser des Kernes nur 2 μ, bei den meisten mittelgrossen und ausgewachsenen Exemplaren dagegen 3 μ, ja in einzelnen grossen Dauercysten erreicht er sogar den ansehnlichen Durchmesser von 6 μ.

Starkes Wachsthum der Kerne unter Aufnahme von „Substanz" in den ersten Bildungsphasen thierischer Eier, Verkleinerung der Kerne in späteren Entwickelungsphasen konnten Korschelt[3]) und andere Autoren nachweisen. Bei Dytiscus marginalis fällt nach Korschelt der grösste Umfang des Kernes in die Zeit des energischsten Wachsthums der Eizelle. In den jungen Eikernen der Insecten finden sich grosse, massige Nucleolen, die später zum Theil verschwinden. In wie weit übrigens die Abnahme des Kernvolums in bestimmten Entwickelungsphasen thierischer Eier der Abnahme des Kernvolumens in späteren Entwickelungsstadien von Pflanzenzellen an die Seite zu stellen ist, bleibt zweifelhaft.

Dangeard[4]) beobachtete in Kernen der Plasmodien von Spumaria alba mit zunehmender Entfernung der Kerne vom Vorderrande („du côté où il progresse") des Plasmodiums eine Abnahme der Nucleolarmasse. „Un cas extrême est celui, où le protoplasme se raréfiant beaucoup arrive à ne plus former qu'un réseau de mailles excessivement fines, les noyaux sont presque complètement dépourvus de chromatine; le nucléole est réduit à un point, parfois il paraît creux; par contre la membrane nucléaire est fort nette. On dirait que ce sont des

1) La reproduction sexuelle des Ascomycètes (Le Botaniste 4. Sér., 1. u. 2. Fasc., Juli 1894, p. 33).

2) Die Polytomeen (Pringsheim's Jahrb. Bd. XXVII, 1894).

3) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns (Zoolog. Jahrb. Abth. für Anat. und Ontogenie d. Thiere, herausgeg. von Spengel, Bd. IV, 1889, S.-A. p. 53, 92, 113). — Vgl. auch Hertwig, Die Zelle und die Gewebe p. 33.

4) Recherches histologiques sur les champignons (Le Botaniste, 2. Sér. 1890—91, p. 72).

noyaux épuisés, s'opposant par la constitution de cette membrane à la perte totale de leur substance." Es würde von Interesse sein, zu untersuchen, ob vielleicht in ähnlicher Weise wie in den Vegetationspunkten der Wurzeln und Stengel auch an dem Vorderrande der Plasmodien eine Zunahme der Nucleolarmasse der Abnahme vorausgeht.

Aus der Gesammtheit der mitgetheilten Beobachtungen ergibt sich, dass in den Kernen wachsender Zellen bestimmte Veränderungen eine verbreitete Erscheinung darstellen. Zu diesen Veränderungen gehört insbesondere Vergrösserung der Kerne und Massenzunahme der Nucleolen in den ersten Stadien des Zellenwachsthums. Auch sonstige Veränderungen in der Beschaffenheit der Zellkerne wachsender Zellen liessen sich feststellen. Namentlich machten die mikroskopischen Bilder in mehr oder minder bestimmter Weise den Eindruck, als ob mit der Vergrösserung der Kerne eine procentische Abnahme des Nucleingehaltes verbunden sei.

Klebs u. A.[1]) haben bekanntlich für bestimmte Fälle nachgewiesen, dass die Anwesenheit eines Zellkerns für das Zustandekommen des Zellenwachsthums erforderlich ist, während Palla[2]) beobachten konnte, dass kernlose Plasmamassen, welche sich nach dem Austreten aus geplatzten Pollenschläuchen mit Membran umgeben hatten, z. Thl. „in lange Schläuche ausliefen". Palla meint, dass hier ein Wachsthum stattgefunden habe, betont jedoch, dass Einwände gegen seine Auffassung zulässig seien, da er das Wachsthum nicht direct verfolgt habe.

Acqua[3]) konnte feststellen, dass die mit Zellhaut umkleideten, aus geplatzten Pollenschläuchen ausgetretenen kernlosen Plasmamassen mit dem Plasma des Pollenschlauches durch eine feine Oeffnung in den Membranen verbunden bleiben können und dann also dem eventuellen Einfluss der Pollenschlauchkerne nicht entzogen sind. („Dunque le bolle non sono libere e indipendenti ma collegate con il plasma del budello pollinico.") Solche Plasmamassen können nach Acqua,

1) Auf eine ausführliche Zusammenstellung der einschlägigen Litteratur kann hier füglich verzichtet werden, da dieselbe schon a. a. O. mehrfach erfolgt ist, so z. B. bei Zimmermann, Die Function des Kernes und Experimentelles. Sammelreferate aus dem Gesammtgebiet der Zellenlehre, Bot. Centralbl., Beihefte, Bd. IV, Heft 2, 1894. Verworn, Die physiolog. Bedeutg. d. Zellkerns. (Pflügers Archiv Bd. 41 p. 1—118, 1891.)

2) Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 1890.

3) Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. Malpighia, vol. V 1891.

während sie mit dem Pollenschlauch in Verbindung bleiben, wachsen und dann durch abermaliges Platzen des Pollenschlauches von diesem getrennt werden (p. 29). Derartige Fälle, aus welchen selbstverständlich die Möglichkeit des Wachsthums ohne Kern nicht erschlossen werden kann, könnten Palla vorgelegen haben. Ein Wachsthum isolirter, nicht mit dem Pollenschlauch verbundener Plasmamassen konnte von Acqua nicht mit Sicherheit beobachtet werden. „Le osservazione da me compiute non possono avere adunque altro valore che quello di stabilire una probabilità che senza la presenza del nucleo possa parimenti aver luogo l'accrescimento, ma non sono atte a risolvere definitivamente la questione." Aus der Gesammtheit der bekannten Thatsachen ist zu entnehmen, dass unter bestimmten Verhältnissen Wachsthum kernloser Protoplasmamassen möglicher Weise stattfinden kann, in anderen Fällen sicher nicht statt hat. Selbstverständlich können die Beziehungen des Kernes zum Zellenleben in verschiedenen Zellen und unter verschiedenartigen Verhältnissen verschieden sein. Auch ist es möglich, dass sichtbare Veränderungen in der Beschaffenheit des Kernes zu verschiedenartigen Vorgängen in einer und derselben Zelle in Beziehung stehen können [1]), indessen ist doch die Vermuthung nicht von der Hand zu weisen, dass die in den wachsenden Zellen beobachteten Kernveränderungen durch eine Betheiligung des Kernes am Wachsthumsvorgang selbst bedingt werden. Allerdings soll nach Strasburger [2]) die Ernährung (d. h. der grössere oder geringere Gehalt an „Nahrungsmaterial" der Zellen, welchen die Kerne angehören) von ausschlaggebender Bedeutung für Veränderungen in der Beschaffenheit ruhender (nicht in Theilung begriffener) Zellkerne sein. Die besondere Beschaffenheit des generativen Zellkerns im Pollenkorn der Angiospermen führt Strasburger z. B. darauf zurück, dass dieser sich unter Bedingungen befindet, welche eine Substanzaufnahme aus der Umgebung einschränken oder ganz ausschliessen, während der vegetative Kern seine Beschaffenheit der „relativ reichlichen Menge von Cytoplasma" verdanken soll, in welcher er sich befindet.

Dass der Zustand, welchen ein Zellkern zu einer bestimmten Zeit erreicht hat, zum Theil bedingt sein kann durch die Beschaffenheit

1) Anm. 5.

2) Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Histolog. Beiträge Heft IV, 1892, p. 38, 39. Hinsichtlich des Einflusses, welchen der Ernährungszustand der Zellen auf den Nucleingehalt der Kerne auszuüben vermag, vgl. E. Zacharias, Beiträge z. Kenntn. d. Zellkerns u. der Sexualz. l. c. p. 350.

und Menge der Stoffe, welche ihn seit seiner Entstehung durch Theilung eines Mutterkernes umgeben [1]) haben, durch die Ernährung [2]), welche ihm zu Theil geworden ist, ist selbstverständlich; desgleichen aber auch, dass dieser Zustand abhängig sein muss von den Eigenschaften, welche dem Kern bei seiner Entstehung aus dem Mutterkern zugetheilt wurden. Die Resultate der vorstehenden Untersuchungen über Endosperme keimender Samen zeigen, dass das Vorhandensein von Stoffen, welche man als geeignetes Nahrungsmaterial pflanzlicher Zellen anzusehen pflegt, in der Umgebung der Zellkerne noch nicht hinzureisen braucht, um deren Wachsthum, die Vergrösserung ihrer Nucleolen zu bewirken. An Siebröhrenkernen konnte sogar trotz reichlich vorhandener „Nahrung" eine Verkleinerung der Nucleolen bis fast zum Verschwinden festgestellt werden.

Die Zurückführung des verschiedenartigen Verhaltens des generativen und vegetativen Kernes im Pollenkorn der Angiospermen auf verschiedenartige Ernährung ermangelt durchaus der Begründung. Es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass Nahrungsstoffe den generativen Kern, wie Strasburger meint, nicht erreichen. Es ist nicht erwiesen, dass das den Kern einschliessende Zellprotoplasma der generativen Zelle ein Hinderniss für die Ernährung des Kernes durch Substanzen, welche im Pollenkorn vorhanden sind, bildet. Andrerseits schliessen die vorliegenden morphologischen Beobachtungen die Möglichkeit nicht aus, dass bei dem Theilungsschritt, welcher den generativen und den vegetativen Kern liefert, diese Kerne schon ungleich werden. Diese Möglichkeit ist bisher in Folge von Befangensein in einseitigen theoretischen Vorstellungen meist nicht hinreichend berücksichtigt worden. Für thierische Kerne hat jedoch Hansemann [3]) das Vorkommen karyokinetischer Theilungen beschrieben, durch welche dem einen Tochterkern mehr Chromosomen zugeführt werden als dem anderen („asymmetrische Karyokinese"). Allerdings sind von Stroebe [4]) Einwände gegen die Schlüsse erhoben worden, welche Hansemann aus seinen Beobachtungen gezogen hat. „Indessen (sagt Stroebe)

1) Anm. 6.

2) Vgl. Stock, Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalloide. Diss., Tübingen 1892.

3) Ueber asymmetrische Theilungen in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung (Virchow's Archiv Bd. CXIX, 1890). Ueber pathologische Mitosen ebenda, Bd. CXXIII, 1891).

4) Zur Kenntn. verschiedener cellulärer Vorgänge und Erscheinungen in Geschwülsten (Beitr. zur patholog. Anat. u. zur allgemeinen Pathologie, redigirt von Ziegler, 11. Bd., 1892).

möchte ich doch glauben, dass wir dem Vorgange der asymmetrischen Karyokinese, nachdem ich bei Anwendung der denkbar grössten Vorsicht zur Vermeidung von Täuschungen doch eine nicht geringe Anzahl auf ihn hindeutender Bilder beobachten konnte, nicht jede Realität absprechen, freilich aber auch nicht die von Hansemann ihm zuerkannte Häufigkeit und Bedeutung zutheilen dürfen.“ In einer späteren Mittheilung [1]), welche sich auf verletzte, in der Heilung begriffene Corneae von Kaninchen bezieht, berichtet Stroebe, er habe unter Berücksichtigung aller zur Vermeidung von Täuschungen erforderlichen Vorsichtsmaassregeln Bilder von asymmetrischer Karyokinese beobachtet.

Aber auch dort, wo die Chromosomenzahl gleich ist, könnten die Tochterkerne ungleich werden, weil ihre Chromosomen oder ihre sonstigen Bestandtheile differente Eigenschaften aus dem Mutterkern mitgebracht haben. Mit dieser Möglichkeit lassen sich die folgenden Beobachtungen in Verbindung bringen. An jungen Pollenkörnern von Tradescantia subaspera, welche frisch in verdünnter Essigsäure (ein Vol. Eisessig auf ein Vol. Wasser) schwach erwärmt worden waren, fand ich Zustände, in welchen der generative und vegetative Kern die Beschaffenheit ruhender Kerne noch nicht erreicht hatten und doch schon wesentliche Verschiedenheiten darboten. Der generative Kern stellte sich als compacte, glänzende, fast homogene Masse dar, während im vegetativen Kern Chromosomen mit sehr feinen, glänzenden Körnchen hervortraten. Der vegetative Kern war grösser und procentisch viel nucleinärmer als der generative.

Dass diese frühzeitig erkennbaren Verschiedenheiten lediglich durch etwa vorhandene Verschiedenheiten in den an beide Kerne unmittelbar angrenzenden Plasmabezirken bedingt werden, ist nicht wahrscheinlich. Die Vermuthung hat eine gewisse Berechtigung, dass diese Kerne bei ihrer Entstehung ungleiche Eigenschaften von ihrem Mutterkern erhalten. In wie weit die Entwickelung des vegetativen Kerns zu einem Wachsthum des Pollenkorns in Beziehung gesetzt werden kann, bleibt zu untersuchen.

Von Wichtigkeit für die in Rede stehenden Fragen sind die Angaben von Klebahn [2]) über das verschiedenartige Verhalten der Kerne des Oogons und seiner Schwesterzelle bei Oedogonium. Die Kerne der Oogone haben Durchmesser von 9—11 μ und sind mit

1) Vorkommen und Bedeutung der asymmetrischen Karyokinese, l. c. Bd. 14, 1. Heft, 1893.

2) Studien über Zygoten II., Pringsh. Jahrb. Bd. XXIV, Heft 2.

grossen Nucleolen versehen, ihre unteren Schwesterzellen besitzen hingegen Kerne von 6—7 μ Durchmesser ohne Nucleolen. „Ihr Aussehen ist ein stark und dicht, aber gleichmässig körniges, indem die tingirbare Substanz in ziemlich groben Körnern in ihnen vertheilt ist.“ In den Abbildungen der Oogonkerne treten die chromatischen Massen sehr viel weniger hervor, die Körner sind sehr viel kleiner. „Dieser eigenthümliche Unterschied in der Beschaffenheit der weiblichen Sexualzellen und ihrer unteren Schwestern tritt sofort nach der Beendigung der Karyokinese in die Erscheinung. Ich beobachte u. a. einen Fall, in welchem der Oogoniumkern, der die Dimensionen 9 : 12 μ hatte, eben in den Zustand der Ruhe eingetreten war, während der nur 4 μ breite und 7 μ lange Stützzellenkern sich fast noch im Knäuelzustande befand. Beide Kerne lagen unmittelbar neben einander; von der zwischen ihnen zur Ausbildung gelangenden Scheidewand war noch nichts zu sehen.“ „Durch Fälle, wie der vorliegende, wird die Frage nach einer bereits in der Mitose wahrnehmbaren Verschiedenheit der Tochterkerne sehr nahe gelegt.“ Die Oogonschwesterzelle und ihr Kern sind keiner weiteren Entwickelung mehr fähig.

Auch bei der Keimung der Zygoten von Closterium und Cosmarium können, wie Klebahn[1]) fand, zwei Schwesterkerne (Grosskern und Kleinkern) innerhalb derselben Zelle sehr verschiedenartige Beschaffenheit erreichen. „Der Grosskern ist (z. B. bei Cosmarium) feinkörnig und enthält einen mässig grossen, mitunter auch noch einen kleineren Nucleolus; der Kleinkern erscheint sehr dicht und fast homogen.“ Ein Nucleolus ist auf den beigegebenen Figuren im Kleinkern nicht zu bemerken.

Verschiedenartige Beschaffenheit erreichen ferner in derselben Zelle die aus der Theilung des Embryosackkernes der Angiospermen hervorgehenden Schwesterkerne nach den Beobachtungen Guignard's[2]): „Quand les deux noyaux s'éloignent du centre du sac embryonnaire en se dirigeant vers ses deux extrémités, l'inférieur commence à l'emporter par son volume et sa masse chromatique sur le supérieur.“[3]) Den vorstehenden Darlegungen zufolge scheinen bestimmte Beobachtungen dafür zu sprechen, dass die durch mitotische Theilung aus einem Kern

---

1) Studien über Zygoten I. Pringsh. Jahrb. Bd. XXII, Heft 3.

2) Nouvelles études sur la fécondation 1891 p. 187. — Vgl. auch: Recherches sur le noyau cellulaire (Ann. Sc. nat. 6. Sér. Bot. T. XX. p. 332. 1885).

3) Das von Raciborski (Ueber die Chromatophilie der Embryosackkerne l. c.) beschriebene Verhalten der Antipodenkerne gegen Farbstoffe hängt möglicher Weise mit der frühzeitigen Desorganisation dieser Kerne zusammen. — Vgl. Guignard, Nouvelles études sur la fécondation p. 189.

hervorgehenden Tochterkerne von ihrer Entstehung an unter sich ungleich sein können. Es ist denkbar, dass diese Kerne dann auch in verschiedenartiger Weise das Verhalten ihrer Zellen beeinflussen. Abgesehen von äusseren Einflüssen wird das Wachsthum der Zelle sowohl von der Beschaffenheit des Kernes als auch von derjenigen des Zellprotoplasmas abhängen können. Wächst die eine von zwei Schwesterzellen schwach oder gar nicht, die andere unter gleichartigen äusseren Bedingungen stark, so kann die Ursache dieses ungleichartigen Verhaltens sowohl im Kern, als im Plasma, als in beiden liegen.

Steht der Kern in Beziehung zum Zellenwachsthum,[1]) so ist es möglich, dass im Kern bestimmte für das Wachsthum erforderliche Stoffe gebildet werden. Von der Intensität der Bildung und des Verbrauches dieser Stoffe wird es dann abhängen, ob eine Zunahme, ein Gleichbleiben oder eine Abnahme dieser Stoffe (etwa Substanz des Nucleolus[2]) etc.) im Kern während bestimmter Wachsthumsphasen eintreten wird.

Die Frage nach der Art der etwaigen Beziehungen des Kernes zum Zellenwachsthum lässt sich in bestimmterer Weise noch nicht beantworten, doch ist hier der Umstand zu berücksichtigen, dass im Kern bis jetzt lediglich Stoffe aus den Gruppen der Eiweissstoffe, Nucleine und Plastine in allgemeiner Verbreitung nachgewiesen worden sind, während hinsichtlich des Vorkommens anderer, im sonstigen Zellinhalt vielfach verbreiteter Substanzen, wie z. B. Kohlehydrate, Fette[3]) im Kern nur vereinzelte Angaben vorliegen[4]). Weder im ruhenden Kern, noch dann, wenn der Kern in bestimmten Theilungsstadien

---

1) Da erfahrungsgemäss manche Autoren infolge von unachtsamem Lesen fremder Arbeiten nicht selten dahin gelangen, Vermuthungen für Behauptungen zu halten, welche sich dann auch gegebenen Falls bequemer bekämpfen lassen als erstere, so sei hier ausdrücklich betont, dass die Meinungen hinsichtlich etwaiger Beziehungen des Zellenwachsthums zu Veränderungen in der Beschaffenheit des Zellkerns, welche in der vorliegenden Arbeit auf Grundlagen der zur Zeit bekannten Thatsachen vorgebracht werden, lediglich als Vermuthungen anzusehen sind, welche Fragstellungen für weitere Untersuchungen enthalten.

2) Vgl. Strasburger, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich Histolog. Beitr. Heft I, 1888, p. 190. Dass übrigens, wie Strasburger will, die Substanz des Nucleolus zur Bildung der Membran verbraucht werde, folgt aus seinen Beobachtungen nicht. (E. Zacharias, Ueber Strasburger's Schrift etc. Bot. Ztg. 1888.)

3) Vgl. E. Zacharias, Ueber den Nucleolus. Bot. Ztg. 1885, p. 263, Anm. Für weitere eingehendere Untersuchungen über das Verhalten der Fette in pflanzlichen Zellen sind die Kapitel über Fettumsetzung und Secretion in Altmann's Buch über die Elementarorganismen, 2. Aufl. 1894, u. a. zu berücksichtigen.

4) Anm. 7.

seine membranartige Abgrenzung verliert, konnte ich in näher untersuchten Fällen „Fetttröpfchen“ im Kernraum nachweisen, während solche im umgebenden Protoplasma reichlich vorhanden waren. Untersucht wurden: Pollenmutterzellen von Lilium tigrinum, Funkia lancifolia, Tradescantia pilosa, Haare von Cucurbita spec., und zwar die Pollenmutterzellen frisch in der Antherenflüssigkeit, in Hühnereiweiss oder Wasser, die Cucurbita-Haare lebend in Wasser. Ob alle wie Fetttröpfchen aussehenden Gebilde, welche hier in Betracht kommen, thatsächlich aus Fett bestehen, ist übrigens nicht sicher. Bei Lilium tigrinum sind sie in Wasser unlöslich, in Alkohol und Aether löslich. Nach mehrtägigem Liegen der Pollenmutterzellen in Alkohol sind bei der Untersuchung in Wasser keine Tröpfchen mehr wahrzunehmen. Eisessig (Spec. Gew. 1,057) veränderte bei kurze Zeit andauernder Einwirkung auf frische Pollenmutterzellen unter Deckglas die Tröpfchen nicht. Wurde aber frisches Material auf 24 Stunden in ein Gefäss mit Eisessig eingelegt und dann untersucht, so traten in den Kernen die Nucleinkörper sehr scharf und glänzend hervor, während im stark gequollenen Zellplasma keine Spur von Tröpfchen zu erkennen war. Bei dem Auswaschen des Präparates mit Wasser ging die Quellung des Zellplasma zurück, zahlreiche „Vacuolen“ wurden in demselben sichtbar, welche nach Grösse und Anordnung für die früher von den Tröpfchen eingenommenen Räume angesehen werden konnten. Während der Kern sich im Spindelstadium befand, beobachtete ich die Tröpfchen nicht mehr wie im Zustande der Kernruhe einzeln dem Zellplasma eingelagert, sondern zu einer grösseren Anzahl von unregelmässig gestalteten Tröpfchenaggregaten vereinigt. Durch Erwärmen in Wasser unter Deckglas konnte ein Verschmelzen der Tröpfchen jedes Aggregates zu einem grösseren Tropfen herbeigeführt werden. Bei Tradescantia pilosa finden sich im Plasma der Pollenmutterzellen Amylumkörner. Ausserdem ist das Plasma von äusserst feinen Granulationen durchsäet, welche im Kernraum vollständig, auch während aller Stadien der Theilung, fehlen.

In den Pollenmutterzellen von Funkia lancifolia ist das Zellplasma dicht erfüllt von sehr kleinen glänzenden Körperchen und etwas grösseren, von blasserem Aussehen. Der Kernraum grenzt sich in allen Stadien der Theilung durch das Fehlen dieser Körper scharf gegen das umgebende Zellplasma ab[1]), wie das in ähnlicher Weise

1) Ueber Lageveränderungen der Plasmaeinschlüsse während der Kerntheilung, sowie über Beziehungen dieser Einschlüsse zur Bildung der Zellplatte und Zellwand soll demnächst a. a. O. berichtet werden. Vgl. E. Zacharias, Ueber Kern

auch schon aus den Abbildungen hervorgeht, welche Treub[1]) nach lebenden, in Theilung begriffenen Zellen entworfen hat. Leider haben spätere Autoren vielfach das Studium lebender Objecte vernachlässigt und sich ausschliesslich der Untersuchung gehärteter und gefärbter Präparate gewidmet, obwohl es auf der Hand liegt, dass nur eine richtige Combination der an lebenden und mit Reagentien behandelten Zellen gewonnenen Beobachtungsresultate zutreffende Vorstellungen von den in der Zelle sich abspielenden Vorgängen herbeizuführen vermag.

Der Kern bleibt auch während der Theilung ein vom Zellprotoplasma seiner stofflichen Zusammensetzung nach verschiedenes Gebilde. Flemming bemerkt neuerdings[2]) in Betreff der Ableitung der Spindelfasern: „Nach alledem möchte ich glauben, dass meine früher geäusserte Meinung über die Frage: ‚es sei principiell gar nicht so wichtig, ob die Substanz, aus der die Spindel gebildet wird, vorher dem Kernraum oder dem Zellenleib angehört habe', heute fast noch mehr als vor zwei Jahren motivirt ist". Diesem Ausspruch gegenüber möchte ich daran erinnern, dass es sich bei den Discussionen, welche Flemming hier berührt, nicht nur um den Ursprung der Fasern gehandelt hat, sondern auch darum, ob der Kern als besonderes Gebilde innerhalb der Zelle während der Theilung aufhört zu existiren oder nicht. Strasburger hatte bekanntlich behauptet, dass in einer bestimmten Theilungsphase ein abgegrenzter Kern nicht mehr vorhanden sei, die Chromosomen vielmehr frei im Zellplasma lägen.[3]) Dem gegenüber habe ich festgestellt, dass die Abgrenzung[4]) des während der Theilung sich vergrössernden

---

und Zelltheilung (Bot. Ztg. 1888, S.-A. p. 4); Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellthlg. p. 200, Fig. H. J. Nusbaum, Ueber die Vertheilung der Pigmentkörnchen bei der Karyokinese (Anatom. Anzeiger. 1893. Nr. 20). Es scheint sich hier um ganz allgemeine Erscheinungen zu handeln.

1) Quelques recherches sur le Rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Publié par l'acad. Royale Néerlandaise des sciences, Amsterdam 1878, pl. I. Fig. 2a—f.

2) Zelle p. 104 (Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgeschichte. Herausgeg. von Merkel und Bonnet. III. Bd).

3) Vgl. E. Zacharias, Ueber Strasburger's Schrift etc. (Bot. Ztg. 1888). E. Zacharias, Einige Bemerkungen zu Farmer's Untersuchungen über Zell- und Kerntheilung (Bot. Ztg. 1894). — In eine Discussion der Ausführungen Belajeff's (zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora Ergänzungsband 1894) möchte ich vor dem Erscheinen seiner in Aussicht gestellten ausführlicheren Publication nicht eintreten.

4) Anm. 8.

Kerns gegen das Zellplasma erhalten bleibt, dass eine Einwanderung von Zellprotoplasma als solchem in den Kern sich nicht hat beobachten lassen, dass jedenfalls die stoffliche Beschaffenheit des Kernes, auch wenn man von seinem Gehalt an Nucleinkörpern absieht, dauernd (auch während der Theilung) von derjenigen des Zellprotoplasma verschieden bleibt. Das sind Ergebnisse, welche selbstverständlich bei weiteren Untersuchungen auf dem Gebiete der Zellphysiologie berücksichtigt werden müssen.

Schon in früheren Mittheilungen [1]) habe ich darauf hingewiesen, dass die Verschiedenheiten im Bau der Kerne der männlichen und weiblichen Sexualzellen [2]) vielleicht zu dem verschiedenartigen Wachsthum dieser Zellen in Beziehung stehen könnten. Die Kerne der Zellen, welche sich zu männlichen Sexualzellen entwickeln, verhalten sich bei Algen, Moosen, Gefässkryptogamen [3]) und Angiospermen [4]), wie die Kerne anderer nicht oder wenig wachsender Zellen. Sie erhalten sehr kleine Nucleolen, welche auch fehlen können, sie sind procentisch reich an nucleinhaltiger Substanz. Während der Ausbildung der männlichen Sexualzellen können dann die Nucleolen, wo sie vorhanden sind, völlig schwinden. Ob eine Zunahme des Nucleingehaltes erfolgt oder nicht, ist unbekannt.

Die Kerne im Pollenschlauch der Gymnospermen hatte ich [5]) früher bei Thujopsis dolabrata untersucht. Ich konnte feststellen,

---

1) Ueber Chromathophilie. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. 1893. Heft 3.) Ueber Beziehungen des Zellenwachsthums zur Beschaffenheit des Zellkerns (Berichte 1894. Heft 5).

2) Beitr. z. Kennt. des Zellkerns und der Sexualzellen (l. c.).

3) Vgl. E. Zacharias, Ueber die Spermatozoiden (Bot. Ztg. 1881). Ueber den Nucleolus (Bot. Ztg. 1885. p. 289), Beiträge etc. (Bot. Ztg. 1887). — Guignard, Développement et Constitution des Anthérozoides und die hier citirte Litteratur (Revue générale de Botanique T. I. 1889). — Douglas Houghton Campbell, The Development of Pilularia globulifera L. (Ann. of Bot. Vol. II Nr. VII. 1888). — Schottländer, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen (F. Cohn, Beitr. zur Biologie der Pflanzen Bd. VI). — Klebahn, Studien über Zygoten II. (l. c.). — Belajeff, Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen (Flora, Ergänzungsband 1894). Die Angaben Belajeff's über den Bau der Spermatozoiden stimmen in den wesentlichen Punkten mit meinen früheren Angaben überein. — Overton, Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox. Bot. Centralblatt. Bd. XXXIX. 1889.

4) Vgl. E. Zacharias, Beiträge etc. p. 366, 367. — Guignard, Nouvelles études sur la fécondation (Ann. des sc. nat. Bot. T. XIV. 1891) und die an diesen Orten citirte Litteratur.

5) Beiträge (l. c. p. 365).

dass die kleinen Kerne in der Nähe der Pollenschlauchspitze, welche nach Strasburger die männlichen Sexualkerne sein sollten, nucleinreich seien, dass hingegen der grosse, weiter rückwärts gelegene Kern, welcher nach Strasburger sich nicht an der Befruchtung betheiligen sollte, durch Nucleinarmuth und grosse Nucleolen ausgezeichnet sei. Neuere Untersuchungen von Belajeff[1]) und Strasburger[2]) haben nun aber gezeigt, dass nicht die kleinen nucleinreichen Kerne die männlichen Sexualkerne der Cupressineen sind, sondern dass der grosse rückwärts gelegene Kern einer Zelle angehört, aus deren Theilung die Sexualzellen hervorgehen. Letztere besitzen nach den Abbildungen Strasburger's relativ grosse Kerne mit gut entwickelten Nucleolen. Ueber den Nucleingehalt liegen keine Angaben vor. Nach Strasburger's Abbildungen erscheint es als möglich, dass den männlichen Sexualzellen nach ihrer Entstehung ein beträchtliches Wachsthum zukommt. Hier wie bei anderen Gymnospermen sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Die weiblichen Sexualzellen unterscheiden sich in einer Reihe von näher untersuchten Fällen durch sehr viel beträchtlichere Grösse ihres Plasmaleibes, sowie ihres Kernes von den männlichen Zellen, ebenso durch bedeutendere Grösse der Nucleolen und durch geringeren procentischen Nucleingehalt der Kerne.[3])

An den Eierstockseiern von Unio und Rana konnte ich feststellen, dass mit der Grössenzunahme des Eies, Wachsthum des Kernes, Vermehrung der Nucleolarmasse (Rana) und Abnahme im procentischen Nucleingehalt verbunden ist.[4]) Dass entsprechende Vorgänge, insbesondere Wachsthum des Kernes, Zunahme der Nucleolarmasse während der ersten Stadien des Wachsthums thierischer Eizellen eine verbreitete Erscheinung darstellen, ist aus zahlreichen einschlägigen Arbeiten zu

1) Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. 1891, 93.)

2) Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. (Histol. Beitr. Heft IV, 1892.)

3) E. Zacharias, Beiträge l. c. p. 370. Vgl. ferner die Untersuchungen von Schottländer, Rosen, Klebahn u. A.

4) Die Verwerthung der Beobachtungen von Häcker (Das Keimbläschen, seine Elemente und Lagenveränderungen. Arch. f. Mikr. Anat. XXXXI, XXXXII) für die in Rede stehenden Fragen setzt eine eingehendere chemische Untersuchung, namentlich der von H. beschriebenen Nebennucleolen, sowie auch eine Vervollständigung der Angaben über die Wachsthumsverhältnisse der untersuchten Zellen, Kerne und Nucleolen voraus. Auch Korschelt's (l. c.) Angaben hinsichtlich der stofflichen Veränderungen der Keimbläschen lassen sich hier, da hinreichende chemische Untersuchungen fehlen, nicht verwerthen.

ersehen.[1]) Die Frage jedoch, ob allgemein die Eier der Thiere nach Abgliederung der Richtungskörper, diejenigen der Archegoniaten nach Bildung der Bauchkanalzellen, sowie diejenigen der Angiospermen nach ihrer Abgrenzung ein Wachsthum erfahren, zu welchem die Beschaffenheit der Kerne der befruchtungsreifen Eier in Beziehung gesetzt werden könnte, bedarf noch der Untersuchung.

Strasburger[2]) betont neuerdings wieder mehrfach, es sei kein Grund vorhanden, eine Verschiedenheit in der Menge „activer" Kernsubstanz zwischen Eikern und Spermakern anzunehmen. Als active Substanz bezeichnet Strasburger auf Grund speculativer Erwägungen die Kernfadensubstanz. Dem gegenüber möchte ich, obwohl das schon mehrfach geschehen ist, nochmals darauf hinweisen, dass von meiner Seite nicht das Vorhandensein absoluter Differenzen im Nucleingehalt der Kerne der männlichen und weiblichen Sexualzellen vor deren Vereinigung, sondern dasjenige procentischer Verschiedenheiten nachgewiesen worden ist. „Unmittelbar vor der Vereinigung der Sexualzellen (so habe ich[3]) mich, um der unrichtigen Auffassung meiner Publicationen durch Strasburger und Guignard zu begegnen, ausgedrückt) ist der Spermakern procentisch erheblich reicher an Nuclein als der Eikern, während letzterer an sonstigen Kernbestandtheilen der reichere ist. Hinsichtlich des absoluten Nucleingehaltes beider Kerne zur angegebenen Zeit gestattet die mikroskopische Vergleichung kein Urtheil, diesbezügliche Angaben sind von mir auch nicht gemacht worden, nur von der procentischen Zusammensetzung der Sexualzellen habe ich gesprochen. Guignard hingegen hat die Ermittelung des absoluten Chromatingehaltes der beiden Geschlechtskerne im Auge, er hat feststellen können, dass dieser zur Zeit ihrer Vereinigung gleich war, dass er auch gleich war, als der Spermakern im Begriff war in das Ei einzudringen, ist jedoch nicht sicher festgestellt worden. Der Spermakern erleidet im Ei vor seiner Vereinigung mit dem Eikern tiefgreifende Veränderungen, es ist möglich, dass dabei eine Vermehrung[4]) oder

1) Vgl. namentlich Born, Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. (Arch. f. Mikr. Anat. 43. Bd. 1894.)

2) Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen (Histol. Beitr. Heft IV).

3) Bot. Ztg. 1890 p. 467.

4) Nach Henking (Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insecten. I. Das Ei von Pieris brassicae. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 49, 1890) erfolgt vor der Vereinigung der Geschlechtskerne eine Vermehrung der chromatischen Substanz in beiden.

Verminderung des Chromatins statthat. Der Beweis ist nicht erbracht, dass die gleichen Mengen von Chromatin, welche schliesslich zur Vereinigung kommen, zu gleichen Theilen von der männlichen und weiblichen Sexualzelle herbeigebracht worden sind. Es wird dies nur bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass aus den beiden Kernen im Ei doppelt so viel Fadensegmente entstehen, als bei der Bildung eines jeden der Kerne verwendet wurden; freilich ist es nicht sicher, ob die Fadensegmente, aus denen sich beide Kerne aufbauten, an Masse gleich waren, und ob die Kerngerüste beider Kerne nach ihrer Entstehung und vor ihrer Vereinigung keine Veränderungen durchmachten. Sicher ist es jedoch, dass die procentische Zusammensetzung und der morphologische Bau der beiden Sexualkerne zur Zeit des Eintrittes des Spermakernes in das Ei sehr erhebliche Verschiedenheiten zeigen". Ob diese Verschiedenheiten für den Erfolg der Befruchtung von Bedeutung sind oder nicht, das ist unbekannt.

In geringerem Grade als in anderen untersuchten Fällen treten diese Verschiedenheiten nach den Untersuchungen Belajeff's und Strasburger's bei Gymnospermen hervor. Raciborski[1]) konnte Verschiedenheiten der beiden Sexualkerne bei Biota orientalis überhaupt nicht beobachten. Nach Belajeff's[2]) Abbildungen hingegen ist z. B. der männliche Kern von Taxus kleiner als der weibliche, seine Nucleolarmasse ist geringer, hingegen ist er procentisch reicher an Gerüstmasse.

Ueber den Nucleingehalt der Kerne liegen keine Angaben vor. Nach Strasburger[3]) (l. c. p. 16) liegt hier kein Grund vor, eine Verschiedenheit in der Menge „activer" Kernsubstanz zwischen Eikern und Spermakern anzunehmen, ja das Gegentheil soll anzunehmen sein, weil es sich bei den Theilungen des Keimkernes zeigt, „wie gering im Verhältniss zur Grösse der Zellkerne die Substanz der Chromosomen hier ist". Diese Begründung ist nicht verständlich. (Vgl. auch Strasburger l. c. p. 21.)

An anderer Stelle (p. 33) führt Strasburger aus, dass sich besonders die Eikerne der Gymnospermen durch ihren Gehalt an Reservestoffen[4]) auszeichnen. „Das bringt es mit sich, dass der Spermakern bei der Copulation kleiner erscheint als der Eikern, dass

1) Ueber die Chromatophilie der Embryosackkerne. (Anzeiger der Acad. d. Wiss. in Krakau, Juli 1893, p. 253.)

2) Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen (Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch. 1891).

3) Histologische Beitr. Heft IV. 1892.

4) So bezeichnet Strasburger auf Grund seiner Hypothesen die nicht dem Kernfaden angehörigen Stoffe des Zellkerns.

die aktive Kernsubstanz im Spermakern derjenigen im Eikern an Menge nachstehe, lässt sich nicht annehmen". Ist die Kernfadensubstanz im Eikern und Spermakern aber, wie Strasburger meint, absolut gleich, der Gehalt an sonstigen Stoffen im grösseren Eikern grösser als im kleineren Spermakern, so ist letzterer procentisch reicher an Kernfadensubstanz als ersterer. Strasburger schliesst sich also thatsächlich meinen früheren Ausführungen an, ist jedoch der Ansicht, dass die thatsächlich vorhandene Differenz der Sexualkerne sicher ohne Bedeutung für den Effect der Befruchtung sei, während nach meiner Meinung die vorhandenen Kenntnisse hinsichtlich der in Rede stehenden Frage überhaupt noch keine Schlüsse zulassen.

Eine weitere Differenz zwischen Strasburger und mir besteht hinsichtlich der Frage, in welchem Zustande oder wann die Sexualkerne zu untersuchen seien, um eventuelle Verschiedenheiten, welche für den Effect der Befruchtung von Bedeutung sein könnten, festzulegen. Dass über diese Frage überhaupt Meinungsverschiedenheiten bestehen können, dürfte jeden nicht in bestimmten theoretischen Anschauungen Befangenen befremden. Meiner Meinung nach kann ausschliesslich die Untersuchung vor der Vereinigung der Sexualzellen zum Ziele führen, während für Strasburger die Untersuchung der Kerne nach der Vereinigung der Zellen und unmittelbar vor der Vereinigung der Kerne maassgebend ist. „Denn (p. 37) es leuchtet ohne Weiteres ein, dass wenn diese Zellkerne verschieden wären,[1]) dieses sich auch im Augenblick ihrer Vereinigung noch zeigen müsste". Begründet wird diese Behauptung nicht. Eine stichhaltige Begründung derselben ist aber auch unmöglich, da nach dem Eindringen der männlichen Zelle in das Ei Wechselwirkungen zwischen beiden Zellen stattfinden können, welche zu Veränderungen der Kerne zu führen vermögen, so dass die Untersuchung der Kerne unmittelbar vor ihrer Vereinigung im Ei keinen Aufschluss mehr darüber zu bieten vermag, welche Substanzen das Sperma, welche das Ei vor der Vereinigung dieser beiden Zellen enthielt. Uebrigens bewahrt der Spermakern in manchen näher untersuchten Fällen auch bis zu seiner Vereinigung mit dem Eikern seinen von der Beschaffenheit des letzteren abweichenden Charakter.[2])

1) Das soll wohl heissen „Verschiedenheiten besässen, welche für den Erfolg der Befruchtung wesentlich sind", denn dass die Kerne vor der Vereinigung der Sexualzellen verschieden sind, erkennt ja auch Strasburger an.

2) Vgl. Klebahn, Studien über Zygoten II. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXIV, Heft 2.) — Campbell, The development of Pilularia Globulifera (Ann. of. Bot. Vol. I, p. XIII, Fig. 38, 39). — Flemming, Beitr. zur Kennt. der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Thl. I. Abschn. Die Befruchtung und Theilung des Eies bei Echinodermen. S.-A. p. 20, 21, Tafel II. (Arch. f. Mikr. Anat. Bd. XIX, 1881).

Von verschiedenen Seiten ist das Verhalten der Conjugaten herangezogen worden, um ein Verständniss für das Wesen der Befruchtung anzubahnen. Handelt es sich darum, die Entstehung des Befruchtungsvorganges der höheren Organismen phylogenetisch zu erklären, so ist selbstverständlich dagegen nichts einzuwenden. Ein Verständniss für die Physiologie des Befruchtungsvorganges, wie er gegenwärtig den höheren Organismen eigen ist, lässt sich aber auf diesem Wege nicht erreichen. Das zu betonen erscheint nothwendig, da nicht selten die Untersuchung physiologischer Fragen durch deren Vermengung mit phylogenetischen Erwägungen behindert wird.

Klebs[1]) theilt neuerdings mit, es sei ihm gelungen „die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen bei Cosmarium und Closterium, d. h. der zusammengezogenen, einander sich nähernden Zellinhalte, zu verhindern, und jeden für sich zur Entwickelung zu bringen. Jeder der beiden bildete für sich eine vollkommen gleich beschaffene Zelle, die dem sonstigen Produkt ihrer Vereinigung, der sog. Zygospore entsprach, nur dass sie um die Hälfte kleiner war. Der Versuch beweist die vollkommene Gleichheit[2]) beider Geschlechtszellen, resp. ihrer Vererbungssubstanzen. Da nun die geschlechtliche Befruchtung im ganzen Reiche der Organismen in übereinstimmender Weise erfolgt, so wird man auch zu der Annahme genöthigt, dass sie überall ihrem Wesen und ihrer Bedeutung nach gleich sei. Von diesem neugewonnenen Standpunkt aus können wir sagen, dass die geschlechtliche Fortpflanzung in der Vermischung zweier, der Art und Bedeutung nach gleicher, nur individuell verschiedener Vererbungssubstanzen besteht, wodurch eine neue, eigenartige Individualität ins Leben gerufen wird".

Diese Ausführungen berücksichtigen nicht hinlänglich die Gesammtheit der bekannten Thatsachen. Es ist wohl denkbar, dass sich die sexuelle Fortpflanzung der höheren Organismen von der Conjugation ableiten lässt. Gegenwärtig sind beide Vorgänge aber wesentlich von einander verschieden, wie das u. a. aus der oben angeführten, interessanten, von Klebs mitgetheilten Thatsache hervorgeht. Bei den höheren Organismen vermögen sich die beiden Sexualzellen nicht weiter zu entwickeln, wenn ihre Vereinigung verhindert wird, bei den Conjugaten ist das nach Klebs möglich.

---

1) Ueber das Verhältniss des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena 1894.

2) Die vollkommene Gleichheit beider Geschlechtszellen scheint mir durch diesen Versuch nicht bewiesen zu werden. Vgl. Nägeli, Mechanisch-Physiologische Theorie der Abstammungslehre p. 386.

In Uebereinstimmung mit manchen anderen Autoren hat Klebs bei der Beurtheilung der Befruchtungsvorgänge die Erscheinung der Vererbung derartig in den Vordergrund gestellt, dass er es unterlassen hat der Thatsache hinlänglich Rechnung zu tragen, dass die isolirten Sexualzellen sich bei den höheren Organismen nicht weiter zu entwickeln vermögen. Es ist ja möglich, wenngleich nicht bewiesen, dass die Vererbung mit der Vereinigung gleicher Mengen bestimmter, gleichartiger Substanzen der Sexualzellen zusammenhängt (diese etwaigen Vererbungssubstanzen ausschliesslich im Zellkern zu suchen, ist wie Klebs p. 28 mit Recht betont, nicht begründet), dann ist aber doch die Annahme irgend welcher Verschiedenheiten zwischen den die gleichartigen Vererbungsmassen enthaltenden Sexualzellen erforderlich, wenn man erklären will, wesshalb sich die Eizelle ohne Vereinigung mit dem Sperma nicht weiter zu entwickeln vermag.[1]) In seiner neuesten Publication hat Strasburger[2]) den Versuch gemacht dieser Forderung gerecht zu werden, indem er ausspricht, seine Ansicht gehe dahin, „dass bei der Vereinigung von Spermatozoiden und Eiern im Vorgang der Befruchtung das Spermatozoid dem Ei das mangelnde Kinoplasma zuführt, selbst aber im Ei das ihm fehlende Trophoplasma vorfindet". Ob es berechtigt ist, die Gebilde, welchen Strasburger den Namen Kinoplasma gegeben hat, unter einem Namen zusammenzufassen, ist sehr fraglich,[3]) der Hypothese, welche in den mitgetheilten Satze Strasburgers enthalten ist, fehlen die thatsächlichen Grundlagen.

Sicher ist nur, dass in den genauer untersuchten Fällen bei Organismen, deren weibliche Sexualzellen sich ohne Befruchtung nicht weiter zu entwickeln vermögen, durch die Befruchtung das procentische Verhältniss von Nuclein zu sonstigen Inhaltsbestandtheilen des Eies zu Gunsten des Nucleins geändert wird. Das gilt auch für Biota, selbst wenn hier die männlichen und weiblichen Sexualkerne vollkommen gleich sein sollten, wie es nach Raciborski's (l. c.) Angaben der Fall sein könnte. Sind männlicher und weiblicher Kern hier vollkommen gleich, so ist doch die männliche Zelle sehr viel ärmer an Zellprotoplasma als die weibliche, und das befruchtete Ei

---

1) Vgl. die klaren Ausführungen von Sachs. (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Vorlesung XLIII.)

2) Ueber die periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. (Biolog. Centralblatt, Bd. XIV, 1894.)

3) Vgl. E. Zacharias, Einige Bemerkungen zu Farmer's Untersuchungen über Zell- und Kerntheilung. (Bot. Ztg. 1894.)

würde procentisch reicher an Kernstoffen sein, als das unbefruchtete. Für die Beurtheilung der Befruchtungsvorgänge und weitere Fragstellungen ist aber jedenfalls die für eine Reihe von Fällen festgestellte Thatsache nicht ausser Acht zu lassen, dass dem männlichen Kern Nucleolen fehlen können, während sein procentischer Nucleingehalt dem Eikern gegenüber ein sehr hoher ist.

Anmerkungen.

Anm. I. Nach R. Hertwig[1]) soll das von Auerbach beschriebene verschiedenartige Verhalten der Zellkerne gegen bestimmte rothe und blaue Farbstoffe mit dem Vorhandensein von verschiedenen Aggregatzuständen der Kernsubstanzen zusammenhängen, mit der chemischen Constitution der verschiedenen Kernsubstanzen aber nichts zu thun haben.[2]) Hertwig glaubt irriger Weise seine Meinung durch Anführung der Thatsache stützen zu können, dass nach dem Eintauchen von Fliesspapierstreifen in die Auerbach'schen Farbstoffgemische die blauen und rothen Farbstoffe ungleich rasch im Fliesspapier emporsteigen. In meiner Mittheilung über Chromatophilie habe ich gezeigt, dass ein bestimmtes rothblaues Farbstoffgemisch nach bestimmter Vorbehandlung der Objecte zum Nachweis des Kernnucleins herangezogen werden kann. Dass nicht in gleicher Weise Färbungen mit ganz beliebigen Farbstoffen nach ebenso beliebiger und verschiedenartiger Vorbehandlung ohne Weiteres zur Prüfung auf Nuclein verwendet werden dürfen, muss hier verschiedenen Morphologen gegenüber betont werden.

Es ist sehr zu wünschen, dass der hier und da vorhandene Gebrauch, von färbbarer Substanz des Kernes zu reden, ohne anzugeben, mit welchen Farbstoffen und nach welcher Art der Vorbehandlung die betreffende Substanz färbbar sei, aufhöre. Der Ausdruck „färbbare

---

1) Ueber Befruchtung und Conjugation. (Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellsch. Zweite Jahresversammlung zu Berlin 1892. Herausgeg. von Spengel, p. 111.)

2) Vgl. hingegen: Chittenden, Neuere physiolog.-chem. Unters. über die Zelle. (Biolog. Centralblatt, 1894, p. 325): „Es kann gar kein Zweifel darüber herrschen, dass z. B. die Verschiedenheit der Färbung von Zellkern und Cytoplasma, die man durch Behandlung mit verschiedenen Farblösungen erhält, von der Verschiedenheit der chemischen Zusammensetzung abhängig ist." Ferner Lilienfeld, Ueber die Wahlverwandtschaft der Zellelemente zu gewissen Farbstoffen. (Verhandl. der Physiolog. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1892—93. Nr. 11.)

Substanz“ an sich besagt nicht mehr, als der Ausdruck „lösliche Substanz“ ohne Bezeichnung bestimmter Lösungsmittel besagen würde.

Nach Zimmermann[1]) sollen „die in neuerer Zeit zu allgemeiner Anwendung gelangten Färbungsreactionen“ viel präcisere Resultate ergeben, als die verschiedenen Lösungsmittel, welche als mikrochemische Reagentien verwendet worden sind. Die Lösungsmittel sollen weniger Vertrauen beanspruchen können als die Färbungen. Das ist unrichtig, insoweit es sich um die Feststellung der chemischen Beschaffenheit der Zellbestandtheile handelt. Das Wenige, was wir über die Chemie des Kernes wissen, ist fast ausschliesslich durch die Verwendung von Lösungsmitteln festgestellt worden. Farbstoffe sind ebenso wie Lösungsmittel, wo es sich um chemische Fragen handelt, nur insoweit brauchbar, als ihr Verhalten gegen bestimmte, an der chemischen Zusammensetzung der Zelle betheiligte Stoffe bekannt ist. Das versteht sich eigentlich von selbst, wird aber dennoch von denjenigen Forschern, welche sich vorwiegend mit der Morphologie des Zellinhaltes beschäftigen, zuweilen nicht hinreichend beachtet.

Anm. 2. Ob bei Cucurbita, wie das für andere Objecte festgestellt worden ist, vor der Theilung eine absolute und procentische Zunahme des Nucleingehaltes eintritt oder nicht, konnte nicht klargelegt werden. Aus einem Vergleich des ruhenden und des im Spindelstadium befindlichen Kernes Fig. 11 ist ein sicherer Schluss nicht abzuleiten. Die Kernplatten der untersuchten Gewebe von Cucurbita setzen sich aus sehr kleinen, körnchenartigen Chromosomen zusammen. Hie und da stellen letztere auch kurze Stäbchen dar. Vielleicht ist der in Fig. 15 abgebildete Kern in Vorbereitung zur Theilung begriffen. Fig. 15 ist einem mit Diamantfuchsin und Jodgrün gefärbten Präparate entnommen. Die dunkelviolett gefärbten Nucleinkörper sind um den Nucleolus zusammengedrängt, die Abgrenzung des Kernes gegen das Plasma ist nicht deutlich. Fig. 12a (Alkoholmaterial, in Alkohol untersucht) enthält ein späteres Stadium der Kerntheilung.

Weiter rückwärts von der Wurzelspitze, wo keine in Theilung begriffenen Zellen mehr vorhanden sind, sind die Nucleinkörper grösser als in der Theilungsregion, ob auch zahlreicher, ist fraglich.

---

1) Sammelreferate aus dem Gesammtgebiet der Zellenlehre. Botan. Centralblatt 1893. Beihefte p. 323.

Anm. 3. Nach den Untersuchungen Hansteens[1]) „ist die van Tieghem'sche Unterscheidung in active und passive Endosperme ebensowenig richtig wie die Brown und Moris'sche[2]) Annahme, dass das Grasendosperm nur ein todter Vorrathsbehälter sei. Die Endosperme und ebenso die Cotyledonen sind bei der Entleerung der Reservestoffe sämmtlich activ". Für den Vorgang der Entleerung der Reservestoffe ist das Vorhandensein eines lebenden Zellkerns nach den hier mitgetheilten Beobachtungen indessen nicht erforderlich. Dass Entstehung und Verbrauch von Stärke unabhängig vom Zellkern, in kernlosem lebendem Plasma erfolgen kann, hat auch Klebs[3]) bekanntlich für bestimmte Fälle nachgewiesen.

Anm. 4. Eine Besprechung der Schlüsse, welche Lavdowsky aus seinen Beobachtungen zieht, halte ich an diesem Orte nicht für erforderlich. Nur hinsichtlich der Verwendung der Worte „Nuclein", „Pyrenin" etc. sei erwähnt, dass die verwirrende Wirkung der Nomenclatur von F. Schwarz hier wieder klar zu Tage tritt.[4]) So sagt z. B. Lavdowsky p. 368, dass die Kernkörperchen „das Pyrenin und Nuclein in sich enthalten". Dass die Nucleolen in allen untersuchten Fällen gerade durch Abwesenheit von Nuclein ausgezeichnet sind, habe ich nachgewiesen.[5]) Pyrenin ist ein Name, den Schwarz für die gesammte Substanz des Nucleolus verwendet. Da man aber über die chemische Beschaffenheit dieser Substanz nicht mehr weiss, als dass man in ihr Eiweiss und Plastin erkennen kann, so ist der Name Pyrenin ganz überflüssig. Ebenso wie der Name Amphipyrenin, der übrigens, entgegen der Angabe von Lavdowsky (p. 369), von mir niemals verwendet worden ist. Aus dem Ausspruche „der Nucleolus besteht aus Pyrenin" erfährt man nicht mehr als man aus dem Satze „das Protoplasma besteht aus Protoplasma" erfahren würde. Es wird durch die Verwendung des Schwarz'schen Namen das Vorhandensein chemischer Kenntnisse vorgetäuscht, welche that-

---

1) Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. (Flora 1894. Ergänzungsband.)

2) Researches on the germination of some of the Gramineae. Journ. of the chemic. Soc. Transact. Vol. LVII. 1890.

3) Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle.

4) Vgl. die durchaus zutreffende Kritik von Zimmermann. (Sammelreferate aus dem Gesammtgebiet der Zellenlehre. Bot. Centralblatt 1893, Beihefte p. 323.)

5) In Betreff der auf fehlerhaften Schlussfolgerungen beruhenden Behauptungen Moll's über das Verhalten der Nucleolen von Spirogyra vgl. mein kritisches Referat Bot. Ztg. 1893, p. 282.

sächlich fehlen.[1]) Wenn Flemming[2]) der Bezeichnung „Chromatin“ für die „färbbaren“ Theile des Kernes gegenüber Worten wie Nuclein, Paranuclein den Vorzug gibt, so stimme ich dem für morphologische Zwecke durchaus bei. Das Wort Nuclein hat eine bestimmte chemische Bedeutung, es darf nicht beliebig bei der Benennung von Formbestandtheilen des Kernes verwendet werden, wenn Verwirrung vermieden werden soll. Diejenigen, welche lediglich die Morphologie der Zelle behandeln, ohne den jeweiligen Stand der chemischen Kenntnisse zu berücksichtigen, thun gut, chemische Ausdrücke zu vermeiden. Handelt es sich aber um chemische Fragen, so ist es in dem von mir[3]) näher bezeichneten Sinne zweckmässig und berechtigt von nucleinhaltigen Theilen des Kernes gegenüber nucleinfreien zu sprechen. Für die nucleinhaltigen Theile habe ich auch wohl kurz das Wort Nucleinkörper gebraucht, an verschiedenen Orten jedoch hervorgehoben, ich sei nicht etwa der Meinung, dass die lebenden oder fixirten Nucleinkörper ausschliesslich aus Nuclein bestehen, sondern vielmehr, dass man in den Körpern ausser anderen Stoffen Nuclein nachweisen könne.

Es ist zu hoffen, dass die Unklarheiten, welche durch die Publicationen von Schwarz in die Zellenlehre hineingetragen worden sind, mit der Zeit schwinden werden. Ein Hinderniss dafür besteht allerdings in dem Vorhandensein der Schwarz'schen Namen, welche denjenigen, der nicht mit sorgfältiger Kritik an die einschlägigen Fragen herantritt, erfahrungsgemäss über den thatsächlichen Stand der Kenntnisse täuschen können.

Anm. 5. Von verschiedenen Seiten[4]) wird die besondere Grösse der Kerne secernirender Zellen hervorgehoben, sowie die an diesen

---

1) Vgl. Detmer, Das pflanzenphysiologische Practicum, 2. Aufl. 1895, p. 210.

2) Zelle, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Herausgeg. von Merkel und Bonnet. III. Bd., 1893, p. 86.

3) Ueber die chemische Beschaffenheit von Cytoplasma und Zellkern. (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1893 u. a. a. O.)

4) Korschelt, l. c. — Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, Jena 1887, p. 116. — Correns, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der extra nuptialen Nectarien von Dioscorea. (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Mathem.-Naturw. Cl. Bd. XCVII Abth. I. Okt. 1888. S.-A. p. 7, 14, 21.) — H. Mayr, Entstehung und Vertheilung der Secretionsorgane der Fichte und Lärche. (Botan. Centralblatt 1884, Bd. XX, p. 86.) — Sieck, Die schizolysigenen Secretbehälter. (Pringsh. Jahrb. XXVII. 2. Heft 1895, p. 210.)

Kernen mehrfach beobachtete Gestalts- und Structurveränderung zu der secernirenden Thätigkeit der Drüsen in Beziehung gesetzt. Die Grösse der Kerne hängt möglicherweise mit der gleichfalls mehrfach betonten besonderen Grösse [1]) der secernirenden Zellen zusammen. Sehr eingehend schildert Auerbach (l. c. p. 146) das Wachsthum der Speicheldrüsenzellen in den Larven von Musca vomitoria und das gleichzeitige Wachsthum der Kerne und Nucleolen dieser Zellen.

In eine weitere Besprechung der Drüsenlitteratur soll hier nicht eingetreten werden.

Anm. 6. Vgl. Schwarz (Protoplasma l. c. p. 86).

Die Angabe von Schwarz, dass die inhaltsreichen, Reservestoffe führenden Zellen von Samen besonders chromatinarme Kerne besitzen, mag für bestimmte Fälle zutreffen, kann jedoch allgemeine Gültigkeit nicht beanspruchen, wie z. B. dass Vorkommen grosser, sehr chromatinreicher Kerne im reifen Samen von Zea zeigt.

Nach Lavdowsky (l. c. p. 414) soll die Menge des in den Theilungsfiguren der Kerne enthaltenen Chromatins durch gute Ernährung gesteigert werden. Die Figuren Lavdowky's lassen es aber zweifelhaft erscheinen, ob er bei der Vergleichuug gut und schlecht genährter Wurzeln gleichartige, bezüglich der zu entscheidenden Frage vergleichbare Zellen untersuchte.

Ein Verschwinden der Nucleolen bei mangelhafter Ernährung der Zellen beschreibt Dangeard (Recherches histologiques sur les champignons, le Botaniste 2. Ser. 1890—91 p. 84) für Synchytrium taraxaci. Die Zellen des Parasiten waren „placées dans les plus mauvaises conditions sur des feuilles déjà épuisées par l'attaque antérieure d'autres de ces parasites. Le protoplasma des sores était vacuolaire, extrêmement, pauvre en granulations et tous les noyaux étaient atteints par la dégénérescence".

Anm. 7. Nach Frommann (Zelle, S.-A. aus der Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde. Med.-chirurgisches Handwörterbuch für prakt. Aerzte, 2. Aufl. 1890, p. 31) sollen im Kerne als seltenere Einschlüsse sowohl bei thierischen als bei Pflanzenzellen Fetttröpfchen vorkommen, Glycogen soll sich in den Kernen der embryonalen Leber finden.

---

1) Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen (directen) Kerntheilung im Thierreich. (Biolog. Centralblatt. XI, 1891, p. 379.) — Guignard, L'appareil sécréteur des Copaifera (Bull. de la Soc. bot. de France T. XXXIX. Séance du 24. juin 1892, p. 247).

Auch Stärke kommt nach Frommann im Kern vor. (Ueber Beschaffenheit und Umwandlung der Membran, des Protoplasma und des Kernes von Pflanzenzellen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1888, XXII. Bd.) Weitere Angaben über das Vorkommen verschiedener Stoffe im Kern sind von Carnoy (Biologie cellulaire p. 247) zusammengestellt worden.

In wie weit alle diese Angaben den Thatsachen entsprechen, steht nicht fest. Die Mittheilungen über das Vorkommen von Stärke im Zellkern scheinen auf Irrthum zu beruhen. (Vgl. A. Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, 1895, p. 159.)

Anm. 8. In seiner Arbeit über das Verhalten der Nucleolen während der Karyokinese (Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. II, Heft I. Tübingen 1893) weist Zimmermann p. 31 darauf hin, „dass die Frage, ob die scharfe Abgrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma hin auch während der Karyokinese erhalten bleibe, so dass kein Uebertritt fester oder überhaupt organisirter Körper aus dem einen ins andere stattfinden könnte, durch die in seiner Mittheilung niedergelegten Beobachtungen endlich im negativen Sinne entschieden sein dürfte".

Dass der Kern gegen das umgebende Zellplasma in irgend welchen Stadien seines Lebens derart abgegrenzt sei, dass kein Austausch organisirter Körper zwischen ihm und dem Plasma stattfinden könne, ist wohl niemals angenommen worden. Auch die Art der Abgrenzung des ruhenden Kernes hat sich wohl niemand wesentlich anders vorgestellt, als diejenige des Protoplasma gegen den Zellsaft. Ebenso wie zwischen Protoplasma und Zellsaft eine scharfe Abgrenzung besteht, obwohl hier ein Austausch fester Körper möglich ist[1]), kann auch der Kern gegen das Plasma abgegrenzt sein, wenn auch Nucleolen aus dem Kern in das Plasma und aus diesem wieder in den Kern gelangen können, wie das nach Zimmermann für bestimmte Fälle wahrscheinlich sein soll.

---

1) Pfeffer, Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. (Abhandl. der mathemat.-physikal. Cl. der k. sächsischen Gesellsch. d. Wiss. Bd. XVI, Nr. II, 1890.)

Figuren-Erklärung.

Die Figuren 46—48 sind Skizzen aus freier Hand. Die Fig. 41—45 wurden mittelst eines Zeichenapparates von Winkel entworfen (Vergr. 8,5), die übrigen unter Benutzung des Zeichenapparates nach Abbé, Fig. 22—24, 49—63 mit Objectiv V; Fig. 1—21, 25—40, 62a[1] b[1] mit Objectiv $^1/_{12}$ (homogene Immersion); sämmtliche Figuren mit Ocular I von Seibert.

Fig. 1–8. Kerne aus jungen Gefässgliedern von Zea Mays.
Fig. 9—25, 27. Kerne von Cucurbita Pepo.
Fig. 9. Kern aus einem Siebröhrenglied im Stadium der „Schleimtropfen". Alkohol.
Fig. 10. Kern aus einem Siebröhrenglied im Zustande etwa der Fig. 93. T. VIII. Wilhelm. Alkohol.
Fig. 11. Meristem der Wurzelspitze, frisch in Essigcarmin erwärmt.
Fig. 12. Meristem der Wurzelspitze.
Fig. 12a. Meristem der Wurzelspitze. Alkohol.
Fig. 13. 14. Kerne aus dem Stamm-Cambium.
Fig. 15. Meristem der Wurzelspitze. Alkohol, Diamantfuchsin-Jodgrün, Xylol, Canadabalsam.
Fig. 16. 17. Kerne aus jungen Siebröhrengliedern ohne Schleimtropfen. 16. Behandlung wie bei 13 im Text angegeben; 17. Alkohol, Kerngerüst nicht eingetragen.
Fig. 17a. Kern aus einem Siebröhrenglied mit Siebplatte. Alkohol.
Fig. 18. Siebröhrenglied mit zugehöriger Geleitzelle. Siebplatte deutlich erkennbar, ob schon perforirt oder nicht, ist unsicher. Behandlung wie bei 13.
Fig. 19. Inhalt einer Geleitzelle einer Siebröhre mit perforirter Siebplatte. Behandlung wie bei Fig. 13.
Fig. 20. Kern aus einem Gefässgliede des Stammknotens. Wandverdickung noch nicht kenntlich. Alkohol.
Fig. 21. Kern aus einem breiten Tüpfelgefässglied mit beginnender Wandverdickung. Alkohol.
Fig. 22. Kern aus einem Siebröhrenglied im Schleimtropfenstadium. Alkohol.
Fig. 23. Kern aus einem Siebröhrenglied mit deutlicher Siebplatte. Alkohol.
Fig. 24. Kern aus einem Siebröhrenglied mit deutlicher Siebplatte. Alkohol. Diamantfuchsin-Jodgrün.
Fig. 25. Kern aus einem Siebröhrenglied mit anscheinend vollständig entwickelter Siebplatte. Alkohol.
Fig. 26. Inhaltskörper einer Siebröhre von Urtica dioica. Alkohol. In Essigcarmin erwärmt.
Fig. 27. Kern aus einem breiten Tüpfelgefässglied. Wandverdickung fast vollendet. Alkohol.
Fig. 28—34. Endosperm von Ricinus.
Fig. 28. Alkohol-Aether-Gemisch, Alkohol. Diamantfuchsin-Jodgrün, Canadabalsam. a) ruhender Same, b) keimender Same. Eine merkliche Abnahme der Reservestoffe ist eingetreten.
Fig. 29. Keimender Same. Alkohol-Aether, 24 Stunden künstlicher Magensaft.
Fig. 30. Keimender Same. Die Reservestoffe haben merklich abgenommen. Alkohol-Aether. Alkohol.
Fig. 31. Keimender Same. Abnahme der Reservestoffe kaum merklich. Alkohol-Aether.
Fig. 32. Ruhender Same. Alkohol-Aether, Alkohol.
Fig. 33. Inhalt der Endospermzelle eines ruhenden Samens. Alkohol-Aether. Drei Tage künstlicher Magensaft.
Fig. 34. Keimender Same. Reservestoffe haben merklich abgenommen. Alkohol-Aether. Drei Tage künstlicher Magensaft.
Fig. 35, 36. Kerne aus dem Endosperm von Pinus Larix. 35 ruhender, 36 keimender Same.
Fig. 37—40. Zea Mays.
Fig. 41—45. Pinus Larix.
Fig. 46—48. Zea Mays.
Fig. 49—56. Hyacinthus orientalis. Epidermis. Alkohol, Essigcarmin, Canadabalsam.
Fig. 57—63. Galanthus nivalis.
Für diejenigen Figuren, welchen hier eine Erklärung fehlt, vgl. den Text.

Die Entwickelungsreihen der parasitischen Exoasceen.

Von

Dr. K. Giesenhagen in **München.**

Auf dem Boden der Descendenztheorie stehend sieht man die jetzt lebenden Organismen als die Endglieder divergirender Nachkommenreihen an, welche die äussersten Verzweigungen eines oder mehreren phylogenetischer Stämme darstellen. Unter Verwandtschaft versteht man im allgemeinen die Zugehörigkeit zweier Organismen zu demselben Stamme oder zu derselben Auszweigung des Stammes, und zwei Organismen sind um so näher mit einander verwandt, je näher an der Gegenwart der Verzweigungspunkt gelegen ist, in welchem sich die beiden Nachkommenreihen trennen, deren Endglieder die betreffenden Organismen sind. Um die natürliche Verwandtschaft der Arten innerhalb einer Abtheilung des Gewächsreiches festzustellen, ist es also nöthig, eine Vorstellung von der Stammesgeschichte der Arten zu gewinnen. Die Urkunden, aus denen diese Stammesgeschichte erschlossen werden könnte, sind nach Haeckel die Palaeontologie, die Ontogonese und die Morphologie. Die Palaeontologie, welche dem Zoologen in vereinzelten Fällen über die Stammesgeschichte der Arten beachtenswerthe Materialien geliefert hat, lässt den Botaniker, besonders wenn es sich um niedere Organismen (mit Ausnahme der Kalk- und Kieselalgen) handelt, vollständig im Stich. Die Ontogenesis, von welcher Haeckel so grosse Dinge verspricht, ist an sich anerkanntermaassen ein trügerisches und leicht missszudeutendes Material.[1]) Für den Botaniker kann sie bei der Bestimmung der verwandtschaftlichen Verhältnisse einzelner Arten um so weniger in Betracht kommen, als die Entwickelungsgeschichte der Individuen innerhalb grosser Abtheilungen bei allen Arten in allen wesentlichen Zügen gleichartig verläuft. Es bleibt also im Allgemeinen nur die vergleichende Morphologie der jetzt lebenden Formen als einziges Hülfsmittel übrig, um die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten festzustellen und damit die Grundlage zu schaffen, auf welcher ein natürliches System des Pflanzenreiches aufgebaut werden kann.

Der Grundsatz, dem man wohl allgemein bei der Verwendung dieses Hülfsmittels folgt, ist der, dass die Arten als um so nähere Verwandte angesehen werden, je grösser die Aehnlichkeit wesentlicher Merkmale bei denselben ist. Es ist nicht zu erwarten, dass mit diesem

1) Man vergleiche den auf dem internationalen Geologenkongress gehaltenen Vortrag Zittel's „Die Palaeontologie und das biogenetische Grundgesetz", abgedruckt im I. Jahrgang Nr. 13 der „Aula".

Grundsatze überall ein exactes, eindeutiges Resultat erreicht werden kann, denn die Abschätzung des Grades der Aehnlichkeit, die Unterscheidung zwischen wesentlichen und unwesentlichen Merkmalen bleibt dabei dem Ermessen des Einzelnen, dem berüchtigten systematischen Takt der Autoren völlig überlassen. Man stellt die Labiaten, wenn man die Ausbildung des Gynaeceums als wesentliches Merkmal betrachtet, mit den Asperifoliaceen in denselben Verwandtschaftskreis; wenn man die Ausbildung der vegetativen Theile und den Bau der äusseren Organkreise der Blüthe hauptsächlich berücksichtigt, werden sie als eine den Scrophulariaceen nahestehende Familie angesehen.

Noch grösser wird naturgemäss die Unsicherheit der Schlüsse, wenn man versucht aus der vermeintlichen Verwandtschaft der Arten die Einzelheiten des phylogenetischen Entwickelungsganges zu reconstruiren, welcher von der gemeinsamen Stammform zu den differenten Arten geführt hat. Je geringer und unsicherer das Thatsachenmaterial ist, desto lebhafter muss bei derartigen Arbeiten die Phantasie des Autors sein, um die distincten Formen durch hypothetische Uebergangsbildungen zu verknüpfen.

Während die Zoologen doch in einer Anzahl von Fällen auf Grund der palaeozoischen Forschungen von Stammbäumen der jetzt lebenden Arten sprechen können — ich erinnere an die oft erwähnte Genealogie des einzehigen Pferdes und die durch dieselbe gegebene Verknüpfung des Pferdes mit fünfzehigen Arten —, besitzen wir in der Botanik kein einziges Beispiel, in dem über die Phylogenesis einer Art etwas Sicheres bekannt wäre. Und selbst in den Fällen, wo uns die Homologienlehre zwingt, zwischen grösseren Pflanzengruppen, wie Moosen, Farnen und Gymnospermen, eine Stammesverwandtschaft anzunehmen, sind wir nicht im Stande, eine ausreichende Erklärung des morphologischen Zusammenhangs zwischen diesen Gruppen zu geben.

Unter diesen Umständen schien es mir nicht bedeutungslos zu sein, die Formenverhältnisse einer kleinen Pflanzengruppe eingehender zu studiren, innerhalb welcher ausnahmsweise die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten auf einem andern Wege als durch die vergleichende Morphologie bestimmt werden können und in welcher also Gelegenheit gegeben ist, die Beziehungen zwischen Verwandtschaftsgrad und Aehnlichkeit der morphologischen Ausbildung kennen zu lernen und kritisch zu beleuchten. Ueber die Familie der parasitischen Exoasceen liegen in der Litteratur zahlreiche Arbeiten vor. So weit mein Material es gestattete, habe ich die Angaben früherer Autoren, sofern sie zu meiner Fragestellung in Beziehung standen,

geprüft und mich in vielen Fällen darauf beschränken können, die thatsächlichen Angaben zu bestätigen; gelegentlich konnten Berichtigungen und Erweiterungen dem bisher Bekannten hinzugefügt werden. Ich habe es indessen nicht für meine wesentliche Aufgabe gehalten, neue Einzelheiten zu eruiren, vielmehr habe ich das Hauptgewicht auf die vergleichende Beobachtung der Thatsachen von allgemeinen Gesichtspunkten aus gelegt.

Ausser dem Material, welches das Münchener Kryptogamenherbarium und das Berliner botanische Museum mir zur Verfügung stellten, und demjenigen, welches ich durch eigenes Sammeln in Oberbayern und Nordtirol zusammenbringen konnte, empfing ich noch werthvolle Zusendungen von den Herren Professor Massalongo in Ferrara und Dr. von Tubeuf in München. Durch Ueberlassung von einschlägiger Litteratur wurde ich ausser von den genannten Herren auch durch die Herren Professoren Goebel in München und Sadebeck in Hamburg in liebenswürdigster Weise unterstützt. Ich fühle mich gedrungen, meinem verbindlichsten Dank für alle freundliche Hülfe auch an dieser Stelle Ausdruck zu geben.

Es erscheint mir nicht überflüssig, über die zahlreichen Skizzen, die meiner Arbeit als Textfiguren beigegeben sind, ein Wort hinzuzufügen. Da es nur darauf ankam, die Form- und Grössenverhältnisse naturgetreu wiederzugeben, so habe ich absichtlich vermieden, irgend welche unwesentliche Details in meinen Skizzen anzubringen, und nur Umrissbilder in einfachen Conturen gegeben. Alle Abbildungen, welche für die vergleichende Untersuchung in Betracht kommen, sind in dem gleichen Grössenmaassstab 600:1 dargestellt. Wo mir das Untersuchungsmaterial wegen seines Erhaltungszustandes oder wegen des Entwickelungsstadiums die Anfertigung einer eigenen Figur unmöglich machte und wo mir überhaupt das Material mangelte, da habe ich es für nöthig gehalten, wenigstens eine Copie vorhandener Abbildungen aus den Arbeiten anderer Autoren wiederzugeben, und zwar habe ich auch dann in der Copie nur einfache Umrissbilder ohne Detailzeichnung gegeben und ausserdem, wenn es nöthig war, die Zeichnung auf den Grössenmaassstab 600:1 gebracht. Dem Herrn Herausgeber dieser Zeitschrift gebührt aber für die Bereitwilligkeit, mit der er mir gestattete, die zahlreichen Textfiguren meiner Arbeit einzufügen, mein ganz besonderer Dank.

I.

Von Alters her ist die Umgrenzung der Formengruppen bei den parasitischen Exoasceen unbestimmt und schwankend. Diese That-

sache ist auch noch in der neuesten Zeit, welche uns einige wichtige Neubearbeitungen dieser Pilzgruppe gebracht hat, wieder aufs Deutlichste hervorgetreten. In einer im Jahre 1884 veröffentlichten Arbeit vereinigt Sadebeck[1]), der Monograph der parasitischen Exoasceen, alle hiehergehörigen Formen in eine Gattung, die er Exoascus nennt. Nachdem derselbe Autor in einer Arbeit vom Jahre 1890[2]) den früher für die Gattung gebrauchten Namen durch den älteren Namen Taphrina ersetzt hatte, publicirte er im Jahre 1893 eine ausführliche monographische Neubearbeitung der Gruppe[3]), in welcher er zu dem Schluss kommt, dass drei Gattungen anzunehmen sind, die Gattungen Exoascus Taphrina und Magnusiella. Er stellt für seine Gattungen die folgenden Diagnosen fest:

1. *Exoascus* Fuckel.

„Die Erhaltung der Art ist ausser durch die Infection vermittels der Sporen durch ein in der Wirthspflanze perennirendes Mycel gesichert. Aus demselben entwickelt sich zur Zeit der neuen Vegetationsperiode in den Blättern des befallenen Pflanzentheiles ein fadenförmiges Mycel, welches sich zwischen der Cuticula und den Epidermiszellen in vielfachen Verzweigungen ausbreitet, darauf jedoch ganz direct — d. h. ohne irgend welche vorhergegangene Differenzirungen — in einzelne Stücke zerfällt, indem sich einzelne Zellen desselben oder wenigzellige Zellcomplexe aus dem Zusammenhang loslösen. Alle diese Zellen schwellen dann im Verlaufe der weiteren Entwickelung gleichmässig an und werden entweder ganz unmittelbar oder nach weiteren Theilungen und Individualisirungen zu askogenen Zellen, welche meist dicht aneinander gedrängt stehen und ein subcuticulares Fruchtlager (Hymenium) darstellen. Das subcuticulare Mycel geht also vollständig in der Bildung der Asken auf. Die Erkrankung ergreift ganze Sprosse oder Sprosssysteme der Wirthspflanze und es werden daher durch den Reiz, den der Parasit ausübt, an den Blättern und zum Theil auch den Achsenorganen mehr oder weniger bedeutende hypertrophische Deformationen hervorgebracht. Taschenbildungen an den Fruchtblüthen und Hexenbesenbildungen (im weitesten Sinne des Wortes) an Laubsprossen sind daher die äusseren Krankheitserscheinungen, durch welche diese Gattung charakterisirt wird.“

---

1) Sadebeck, Untersuchungen über die Pilzgattung Exoascus. Hamburg 1884.

2) Sadebeck, Kritische Untersuchungen über die durch Taphrina-Arten hervorgebrachten Baumkrankheiten. Hamburg 1890.

3) Sadebeck, Die parasitischen Exoasceen. Hamburg 1893.

2. *Taphrina* Fries.

„Ein in der Nährpflanze perennirendes Mycel ist nicht vorhanden. Die Erhaltung der Art ist nur durch Infection vermittelst der Sporen gesichert. Nach der Keimung derselben entwickelt sich ein subcuticulares Mycel, welches sich über einen mehr oder weniger grossen Theil des Blattes ausbreitet und sehr bald in Folge reichlicher, theils apikaler, theils lateraler Anschwellungen und Emergenzen sich in einen sterilen und fertilen Theil, die fertile Hyphe, differenzirt. Die letztere entwickelt sich nun unter reichlicher Nahrungsaufnahme aus der Wirthspflanze zum Fruchtlager, während der steril gebliebene Theil allmählich seiner Inhaltsstoffe verlustig geht und verschleimt, also schliesslich völlig verschwindet. Das gesammte ursprüngliche, subcuticulare Mycel wird also nicht für die Bildung der Asken verbraucht. Die äusserlich sichtbare Krankheitserscheinung beschränkt sich stets nur auf mehr oder weniger grosse Flecken auf den Blättern (nur Taphrinopsis erzeugt grössere Deformationen)."

3. *Magnusiella* nov. gen.

„Das vegetative Mycel verbreitet sich namentlich in den inneren Geweben der befallenen Pflanzentheile und entsendet von da aus erst Verzweigungen zur Oberfläche der Wirthspflanze. Die Enden dieser Verzweigungen schwellen meist sehr bedeutend an und entwickeln sich zu je einem Askus. Die Anlage der Asken erfolgt schon zwischen den Epidermiszellen oder intercellular noch tiefer im Innern der Gewebe der Nährpflanze. Die Differenzirung einer Stielzelle ist an diesen Asken noch nicht beobachtet worden. Die Asken nehmen also von keinem gemeinsamen Hymenium ihren Ursprung, sondern entstehen einzeln; sie haben mehr als vier Sporen und entwickeln meist in ihrem Innern bereits Conidien, während der Askus noch geschlossen ist; die Conidien der meisten Arten sind sehr klein. Die Infection beschränkt sich stets nur auf mehr oder weniger grosse Flecken auf den Blättern und findet sich nur seltener auch auf den Stengeltheilen."

Alle drei Gattungen Sadebeck's sind in der Begrenzung, welche er ihnen gegeben hat, völlig neu. Dem Namen nach ist aber nur die Gattung Magnusiella hinzugekommen. Taphrina und Exoascus haben schon früher nebeneinander existirt, freilich nahm man andere Merkmale zur Unterscheidung der Gattungen, nämlich die Zahl der in den Asken gebildeten Fortpflanzungszellen. Es zeigt sich nämlich, dass die Asken bei manchen Formen bei der Reife eine grosse Anzahl von Zellen enthalten, während dagegen bei andern Arten die Acht-

zahl der Sporen oder eine geringere Anzahl im reifen Askus die Regel bildet.

Dieses ältere Eintheilungsprincip hat auch in der neuesten Zeit wieder in einem systematischen Werk zur Gattungscharakteristik Verwendung gefunden. Die jüngste Veröffentlichung über den Gegenstand ist die von Schröter[1]) herrührende Bearbeitung der Exoasceen in Engler's und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien. Schröter acceptirt darin die Gattung Magnusiella Sadebeck's in ihrem ganzen Umfange, alle übrigen Formen theilt er dagegen in der Weise, dass er die Arten, deren Asken bei der Reife normal acht Sporen enthalten, zu der Gattung Exoascus vereinigt, die Formen mit vielsporigen Schläuchen aber in eine andere Gattung stellt, die er, zurückgreifend auf einen älteren von Fries anfänglich gebrauchten Namen, Taphria nennt. Seine Gattungsdiagnosen lauten dementsprechend:

Magnusiella Sadebeck.

„Vegetatives Mycel intercellular, Schläuche unmittelbar an den Enden der Mycelzweige, meist zwischen den Epidermiszellen gebildet, ohne dass vorher ein subcuticulares, schlauchbildendes Gewebe entstanden wäre. Schläuche 8- oder durch Sprossung mehrsporig."

Exoascus Fuckel.

„Schlauchbildendes Mycel ein mehr oder minder weit verbreitetes, lockeres, subcuticulares Lager bildend. Schläuche aus den einzelnen Zellen dieses Lagers entstehend, cylindrisch oder keulenförmig, typisch 8-(selten 4-)sporig."

Taphria Fries.

„Mycel wie bei Exoascus. Schläuche bei der Reife vielsporig."

Neben den beiden im Vorstehenden geschilderten Versuchen, die bisher bekannten Arten der parasitischen Exoasceen in natürliche Gruppen mit Gattungscharakter einzuordnen, verdient weiter noch eine gleichfalls die Frage der systematischen Eintheilung der Exoasceen berührende Bemerkung eines modernen Mycologen Erwähnung: Im Heft IX der Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie sagt Brefeld wörtlich das Folgende[2]): „Die Gattungsbegriffe

1) a. a. O. Bd. I_1 p. 156.
2) a. a. O. p. 144 f.

sind je nach dem Takte der einzelnen Autoren bemessen, sie bedeuten kein bestimmtes, sondern in jedem Falle verschiedenes Maass von Unterschieden und Uebereinstimmung. Will man aber dasjenige Maass von Unterschieden zur Bildung von Gattungen gelten lassen, welches innerhalb der Formen der Klasse der Askomyceten bereits allgemein zur Geltung gekommen ist, so muss man die Formen mit viersporigen Schläuchen von denen mit typisch achtsporigen Asken generisch trennen". Das von Brefeld aufgestellte Eintheilungsprincip ist bislang freilich noch von keinem Systematiker verwendet worden, es ist bei der herrschenden Unsicherheit aber keineswegs ausgeschlossen, dass nicht über kurz oder lang jemand die Gattungsumgrenzung nach dem angegebenen Recept durchführt und aufs Neue alle Formen umtauft. Ueberdies ist die Brefeld'sche Anschauung nach seiner Angabe auf einem, sonst in der Pilzsystematik anerkannten Princip basirt; wir werden schon desshalb eine Discussion desselben bei unserer Untersuchung über die Verwandtschaft der Formen nicht umgehen können.

Man sieht aus dem Vorstehenden, dass die Ansichten über die Gattungsgrenzen der parasitischen Exoasceen auch durch die neuesten Bearbeitungen nicht an Sicherheit gewonnen, jedenfalls nicht zu eindeutigen Unterscheidungen geführt haben, und es ist daher nicht zu verwundern, wenn eine von mir beschriebene Exoascee im Verlauf der letzten zwei Jahre nicht weniger als vier Umtaufen resp. Rückbenennungen erfahren hat.

Die Unsicherheit der Gattungsumgrenzung, welche von Sammlern und Systematikern, überhaupt von allen, welche sich mit der interessanten Pilzgruppe beschäftigen, lästig empfunden werden muss, wäre Grund genug der Frage näher zu treten, ob nicht bei eingehender Berücksichtigung aller Form- und Lebensverhältnisse in der kleinen Gruppe natürliche Entwickelungsreihen zu erkennen sind, welche eine Grundlage für die systematische Gruppirung der Arten abgeben können.

II.

Wir werden zunächst vor die Frage gestellt, ob etwa eines von den drei in der gegenwärtigen Systematik verwendeten oder zur Verwendung in Vorschlag gebrachten Eintheilungsprincipien, uns das Mittel an die Hand gibt, die natürliche Verwandtschaft der Arten zu erkennen, ob die Gattungen Magnusiella, Taphrina und Exoascus im Sinne Sadebeck's natürliche Gruppen sind oder ob statt der letzteren beiden die Gattungen Taphria und Exoascus Schröter's die entwickelungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der Formen besser

zum Ausdruck bringt, oder ob die von Brefeld vorgeschlagenen Gattungen Exoascus und Taphrina Anspruch auf Anerkennung als natürliche Artverbände haben. Wenn wir zunächst von der später zu besprechenden Gattung Magnusiella bei Sadebeck und Schröter absehen und nur die Merkmale ins Auge fassen, welche bei den Autoren zur Unterscheidung der Gattungen Exoascus und Taphrina (resp. Taphria bei Schröter) dienen, so lassen sich die Differenzen der verschiedenen Auffassungen kurz in der folgenden Weise zur Darstellung bringen:

	nach Sadebeck:	nach Schröter:	nach Brefeld:
Exoascus:	Das vegetative Mycel perennirt in der Wirthspflanze, die subcuticulare askenbildende Hyphenschicht enthält keine sterilen Zellen.	Die Asken sind bei der Reife 8-, seltener 4-sporig.	Ursprünglich sind acht Sporen in jedem Askus angelegt.
Taphrina (Taphria):	Das Mycel perennirt nicht, in der subcuticularen Hyphenschicht sind ursprünglich neben den askogenen sterile Zellen vorhanden.	Die Asken sind bei der Reife vielsporig.	Ursprünglich sind vier Sporen in jedem Askus angelegt.

Das älteste Unterscheidungsmerkmal ist dasjenige, welches Schröter anwendet. Abgesehen von der ältesten Litteratur, in welcher neben Taphrina und Exoascus noch die jetzt wohl endgültig aufgegebene Gattung Askomyces eine Rolle spielt, finden wir 1866 bei Tulasne die Gattung Taphrina nach dem gleichen Eintheilungsprincip in zwei Gruppen gespalten. I. Taphrinae polysporae und II. Taphrinae octosporae, seu Exoasci. Tulasne zählt in seiner Arbeit[1]) im ganzen sechs Arten auf. Seither ist aber die Zahl der bekannten Arten um mehr als das Achtfache vergrössert und die Entwickelungsgeschichte und Biologie der Formen ist durch zahlreiche Arbeiten von Sadebeck, Rostrup, Johanson und andern in der Weise klargelegt worden, dass wir uns über die Unzulässigkeit des von Schröter wieder aufgenommenen Trennungsmerkmals ein sicheres Urtheil erlauben können. Es hat sich nämlich gezeigt, dass die Vielzahl der Sporen in der

1) Ann. d. sc. nat. S. V t. V p. 128 f.

Asken mancher Exoasceen durch eine hefeartige Sprossung der ursprünglich vorhandenen Sporen zustande kommt. Bei manchen Formen, wie Taphrina Torquinetii Magn, Taphrina Cerasi Sadebeck u. a. m., tritt die Sprossung im Innern der Schläuche nur bei feuchter Witterung ein, während sie bei trockenem Wetter vorläufig unterbleibt. Eine scharfe Trennung in zwei Gruppen auf Grund der Vielzahl oder Achtzahl der Sporen in den Schläuchen ist also ausgeschlossen. Da nun ferner durch das Experiment nachgewiesen werden kann, dass die Sporen aller Arten unter geeigneten Bedingungen durch hefeartige Sprossungen Conidien zu erzeugen im Stande sind, so kann um so weniger ein generischer Unterschied darin gesehen werden, ob die Sprossung früher oder später, vor oder nach der Oeffnung des Askus eintritt.

Diese Thatsache ist aufs Deutlichste von Sadebeck und unter anderm auch in dem 1890 erschienenen Werke Rostrup's über die Taphrinaceen Dänemarks[1]) ausgesprochen worden, und es ist desshalb nicht leicht verständlich, wesshalb Schröter ohne ein Wort zur Entkräftung der Einwände auf die von seinen Vorgängern verworfene Eintheilungsweise zurückgegriffen hat. Er sagt in der Einleitung zu seiner Bearbeitung darüber nur: „Die Sporen der Exoasceen gehen bei der Keimung oft hefeartige Sprossung ein. . . . Bei einigen Arten erfolgt die Sprossbildung innerhalb der Schläuche, die reifen Schläuche erscheinen dann vielsporig. Die so gebildeten vielsporigen Schläuche sind für eine Anzahl Arten ein feststehendes Merkmal, das zur Abgrenzung der Gattung Taphria benutzt worden ist". Da Schröter wohl offenbar die oben geäusserten entgegenstehenden Bedenken gekannt hat — er führt auch die Rostrupsche Arbeit in seinem Litteraturverzeichniss auf —, so ist lebhaft zu bedauern, dass er nicht mehr Gelegenheit gefunden hat, seine Ansicht eingehender zu begründen. Wahrscheinlich sind praktische Rücksichten für Schröter maassgebend gewesen, wesshalb er die ältere Eintheilung gewählt und die von Brefeld und Sadebeck gemachten Vorschläge zurückgewiesen hat. Es ist ja klar, dass ein Sammler leicht entscheiden kann, ob ein reifer Askus 8-sporig oder

1) Rostrup, Taphrinaceae Daniae. Vidensk Meddel. fra den naturh. Foren 1890 p. 248. „Da den eneste Forskjel mellem Taphrina og Exoascus bestod i at den förste havde mange Sporer i hver Ascus, den sidste kun 8, og da det viste sig at de „mange Sporer" hos Taphrina kun var Konidier, der vare opstaaede ved gjaeragtig Spiring af oprindelig 8 Sporer, var der ingen Grund til at fastholde Adskillelsen mellem de to Slaegter, saa meget mindre som man fandt at denne Spiring af Sporerne, medens de endnu ere indesluttede i Sporesaekkene, kan fine Sted hos alle Arter af Familien, om end med större eller mindre Energi."

vielsporig ist, während die Auffindung der Brefeld'schen und der Sadebeck'schen Gattungsmerkmale entwickelungsgeschichtliche Studien erfordert und an einem älteren Material überhaupt unmöglich ist. Wenn man aber sieht, dass Schröter manche Arten, wie Taphrina communis (Sadebeck) und Taphrina Pruni Tul., bei denen die Sprossung der Sporen in den Schläuchen häufig ist, neben Taphrina Rostrupiana (Sadebeck), bei welcher die Sprossung in der Regel nicht stattfindet, um die Trennung offenbar verwandter Formen zu umgehen zu seiner Gattung Exoascus stellt, so wird auch der praktische Vorzug seiner Eintheilung hinfällig. Jedenfalls dürfen wir feststellen, dass eine natürliche Gruppirung der Arten bei strikter Anwendung des von Schröter verwendeten Eintheilungsprincipes nicht gewonnen werden kann.

Brefeld's Vorschlag zur Gattungsumgrenzung bei den parasitischen Exoasceen stützt sich im Wesentlichen auf ein ähnliches Merkmal wie die Eintheilung Schröter's, auch hier wird einzig und allein die Ausbildung des Askeninhalts für die generische Trennung der Arten benützt. Brefeld betrachtet aber nicht die Zahl der im reifen Askus vorhandenen Fortpflanzungszellen als maassgebend, sondern er geht aus von dem Gedanken, dass in den Schläuchen aller Arten die Zahl der ursprünglich angelegten Sporen eine bestimmte sei, dass also vor Beginn der Conidienbildung immer entweder vier oder acht Sporen in den Asken angelegt werden. Bei den beiden von Brefeld eingehender untersuchten Arten Taphrina Johansoni Sadeb.[1]) und Taphrina deformans Tul. scheint das in der That immer der Fall zu sein, wenn man aber andere Formen in Untersuchung nimmt, so zeigt sich, dass oft im selben Fruchtlager die Zahl der ursprünglich ausgebildeten Sporen schwankend ist. In anderen Fällen beginnt die Sprossung einzelner Askosporen schon bevor alle Sporen ausgebildet sind, und dann ist die Constatirung der ursprünglichen Sporenzahl äusserst schwierig und, wenn überhaupt, nur durch genaue Verfolgung der Kerntheilungsvorgänge möglich. Sadebeck hat in seiner Monographie eine Reihe von Fällen angeführt, welche gegen Brefeld's Annahme zeugen. Er fand bei Taphrina Ulmi Johanson auf Ulmus campestris und montana bald vier bald acht Sporen, auch bei Taphrina bullata Tul., Taphrina epiphylla Sadeb., Taphrina Farlowii u. a. m. beobachtete er ähnliche Schwankungen. Er traf fast

1) Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie Heft IX, 1891, bezeichnet die Art nach der damaligen Artumgrenzung als Taphrina rhizophora Johanson.

bei allen Arten, auch bei denen, welche häufig viersporige Asken haben, Asken mit acht Sporen an und betrachtet desshalb im Allgemeinen die Zahl acht als die typische Sporenzahl.

Ich fand bei meinen Untersuchungen diese Angaben durchaus bestätigt. Atkinson[1]) hat auch bei Taphrina deformans Tul. neben normal achtsporigen Schläuchen häufig viersporige beobachtet; er weist mit Recht darauf hin, dass auch bei andern Askomyceten ein derartiger Wechsel in der Sporenzahl der Asken nichts Unerhörtes ist, dass beispielsweise bei verschiedenen Arten von Teichospora oft in dem nämlichen Perithecium vier-, sechs- und achtsporige Schläuche nebeneinander vorkommen. Die Reduction der Sporenzahl auf vier ist also auch wohl nur eine mehr zufällige Erscheinung, welche bei der Aufstellung von Gattungsdiagnosen keine Berücksichtigung finden kann.

Was nun die Eintheilungsprincipien anbelangt, nach welchen Sadebeck die Gattungen Exoascus und Taphrina unterscheiden will, so lässt sich nicht verkennen, dass der um die Kenntniss der parasitischen Exoasceen besonders verdiente Forscher mit scharfem Blick solche Merkmale ausgewählt hat, welche in der That eine durchgreifende Unterscheidung zweier Artgruppen ermöglichen, und dass seine Gattungsdiagnosen allen Anforderungen Genüge leisten, die zu Gunsten einer praktischen Eintheilung und Gruppirung der Arten gestellt werden können. Wenn wir aber auf unsere Frage zurückkommen, ob Sadebeck's Eintheilungsprincip uns ein Mittel sein kann, die natürliche Verwandtschaft der Arten zu erkennen, so erheben sich gewichtige Bedenken. Es lässt sich der Einwurf nicht von der Hand weisen, dass Sadebeck's Unterscheidungsmerkmale zum grösseren Theil rein biologischer Natur sind. Ob eine Pflanze perennirt oder nicht, das ist offenbar von äusseren Factoren mit bedingt und braucht nicht in jedem Falle der Ausdruck einer ererbten Eigenthümlichkeit verwandter Nachkommenreihen zu sein. Wir kennen unter den Blüthenpflanzen zahlreiche Gattungen, in denen sich neben einjährigen auch perennirende Arten finden. Auch unter den parasitischen Pilzen, deren Biologie leider noch wenig studirt worden ist, dürften sich Beispiele finden lassen, dass die verschiedene Lebensdauer allein nicht zur generischen Trennung morphologisch nahestehender Arten ausreicht. So werden sicher manche Puccien, deren Sporenlager im ersten Frühling an der Wirthspflanze hervortreten, ein

1) Leaf curl and Plum pockets. Cornell University Agricultur Experiment Station. Bul. 73. Ithaca N.Y. 1894.

überwinterndes Mycel besitzen, während andere nur durch directe Infection erneuert werden.

Sadebeck scheint die Unzulänglichkeit dieses biologischen Merkmals zur Unterscheidung von Gattungen auch wohl empfunden zu haben; er erwähnt es desshalb in seinen Gattungsdiagnosen wenn auch an erster Stelle, so doch mehr nebenbei und legt das Hauptgewicht bei der Unterscheidung darauf, ob die fertilen Hyphen ganz in askogene Zellen sich auflösen oder ob zwischen den askogenen Zellen respective Zellcomplexen sterile Elemente in der Anlage vorhanden sind.

Dieses Merkmal scheint ja zunächst auf einer rein morphologischen Grundlage zu beruhen. Bei näherer Betrachtung ergibt sich indess, dass auch hier im Grunde ein biologisches Moment vorliegt. Vergleichen wir einmal kurz die Entwickelungsgeschichte zweier gut untersuchten Arten, die nach Sadebeck in verschiedene Gattungen zu stellen wären, Taphrina Betulae Johans. und Taphrina Cerasi Sadeb. Bei Taphrina Betulae entwickelt sich das Mycel aus der Keimung subcuticular in dem Blatt der Birke; an dem vegetativen Mycel treten bald als seitliche Aeste oder aus der Spitze der Hyphen die Anlagen fertiler Zellen auf, welche durch weitere Theilungen je eine Gruppe askogener Zellen erzeugen. Da die sterilen Hyphenäste zwischen den askogenen Zellgruppen liegen, stellt Sadebeck die Art zu seiner Gattung Taphrina. Taphrina Cerasi besitzt ein perennirendes Mycel; dasselbe breitet sich während der Vegetationsperiode im Innern des Blattes intercellular aus. Von dem vegetativen Mycel im Blatte dringen Seitenäste und die Spitzen der fortwachsenden Hyphen bis unter die Cuticula des Blattes empor. Ihre Endzellen bilden die Anlage einer fertilen Zelle, welche sich subcuticular verzweigt und durch Zelltheilungen eine Gruppe askogener Zellen erzeugt. Da das vegetative Mycel nur im Blattinnern ausgebreitet ist, während die fertilen Hyphen nur unter der Cuticula sich entwickeln, so sind hier zwischen den fertilen keine sterilen Zellen zu sehen. Sadebeck stellt den Pilz desshalb zur Gattung Exoascus. Nun ist aber doch klar, dass die Wuchsweise beider Pilze genau die gleiche ist; an dem vegetativen Mycel gehen aus seitlichen Verzweigungen oder aus den Spitzen der Hyphen Gruppen von askogenen Zellen hervor. Nur in sofern ist ein Unterschied vorhanden, als bei Taphrina Betulae sowohl das sterile als das fertile Gewebe subcuticular verbreitet ist, während bei Taphrina Cerasi das erstere auf das Blattinnere, das letztere auf die Oberfläche beschränkt ist. Es gibt auch in der Sadebeck'schen

Gattung Exoascus Arten, z. B. Taphrina epiphylla Sadeb., bei denen sowohl die sterilen als die fertilen Myceltheile subcuticular wachsen. Die vegetativen Hyphen verbreiten sich in den Sprossachsen und Blattstielen, die in die Blattflächen hinauswachsenden Hyphenäste stellen den Anfang des fertilen Mycelabschnittes dar. Auch dort ist also eine vielleicht vom Wirth bedingte Localisirung der sterilen und fertilen Theile und allenfalls die reichere Verzweigung der fertilen Hyphe der einzige Unterschied gegenüber der Mycelbildung bei Taphrina Betulae Johans. Einen Grund zu der Annahme, dass hier Glieder verschiedener phylogenetischer Entwickelungsreihen vorliegen, kann ich darin nicht erblicken und dementsprechend scheint mir auch eine natürliche Gruppirung der Arten mit Hülfe von Sadebeck's Merkmalen nicht erreichbar. Sadebeck trennt Arten wie Taphrina bacteriosperma Johanson und Taphrina carnea Johanson, welche der Entdecker[1]) mit richtigem Gefühl als nächstverwandte Formen erkannte, in verschiedene Gattungen; er vereinigt dem gegenüber Taphrina Ulmi Johanson und Taphrina aurea Fries in einer Gattung, Formen, welche in morphologischer Hinsicht, abgesehen von dem einen für Sadebeck Ausschlag gebenden Merkmal, die grösstmöglichen Unterschiede aufweisen, welche überhaupt zwischen zwei Arten der Gruppe denkbar sind.

Wir haben nun noch kurz die Gattung Magnusiella zu besprechen, in deren Umgrenzung die Arbeiten von Sadebeck und Schröter eine erfreuliche Uebereinstimmung aufweisen. Als zu dieser Gattung gehörig werden bisher nur fünf Arten genannt; allen gemeinsam soll die Eigenthümlichkeit sein, dass bei ihnen kein subcuticulares Hymenium gebildet wird, dass vielmehr die Enden der intercellular verlaufenden vom Innern des Gewebes der Wirthspflanzen zwischen den Epidermiszellen emporwachsenden Hyphen direct zum Askus werden.

Zunächst muss ich bemerken, dass bei strikter Beobachtung dieses Gattungsmerkmals die Taphrina flava Farlow, welche Sadebeck und nach ihm Schröter als Magnusiella flava bezeichnen, nicht in diese Gruppe gehört. (Fig. 1.) Die Endzellen der aufsteigenden Fäden verzweigen sich hier in der Mehrzahl der Fälle subcuticular in ähnlicher Weise wie die askogenen Anlagen mancher anderer Arten; sie sind als Mutterzellen der askogenen Zellen zu betrachten und

1) Johanson, Studier öfver svampslugtet Taphrina (Bihang til K. sv. Vet.-Akad. Handl. Band 13 Afd III p. 20), sagt von Taphrina bacteriosperma: Från T. carnea hvilken den tvifels utan står närmast, skiljer den sig derigenom, att den har öfvervintrande mycelium, ... samt att konidierna äro mycket små, stafformiga, cylindriska eller nästan cylindriska.

verhalten sich ähnlich wie die gleichen Gebilde bei Taphrina Sadebeckii Johanson, nur mit dem Unterschied, dass die Zelle des entstandenen Complexes, welche mit der aufsteigenden Hyphe in Verbindung steht, sich weder vor, noch nach der Isolirung der askogenen

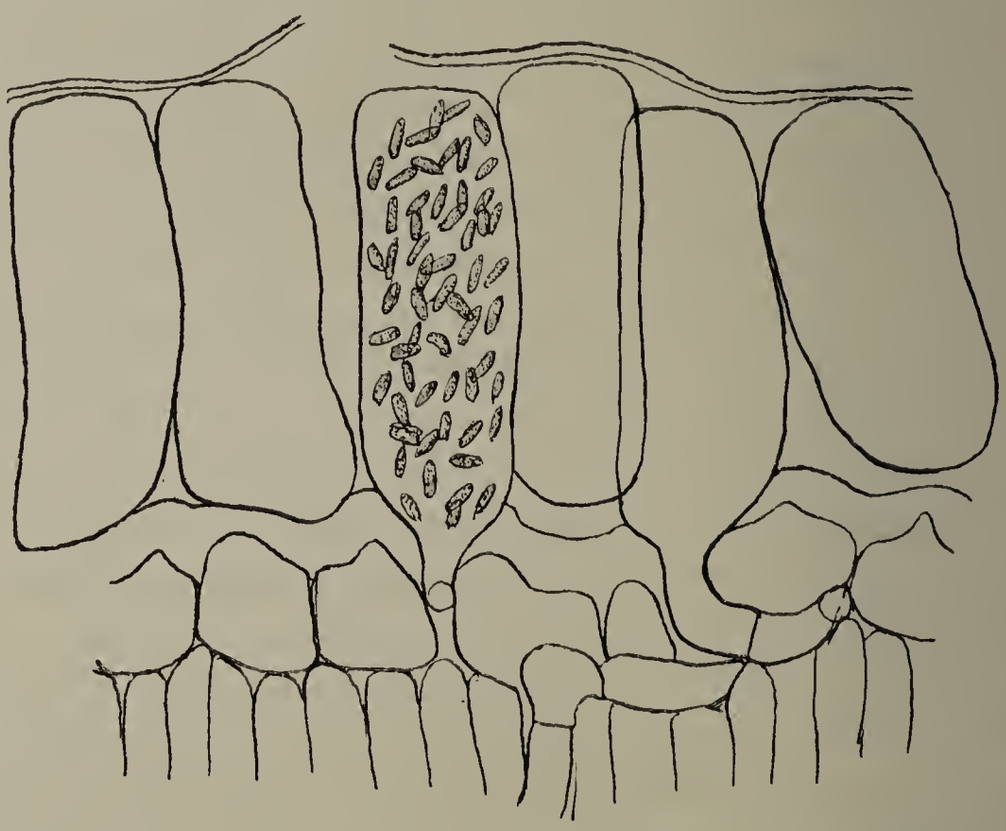


Fig. 1. Taphrina flava Farlow. Querschnitt eines Birkenblattes mit reifen Sporenschläuchen. Sprossconidien sind nur in einem Sporenschlauch gezeichnet. 600/1.

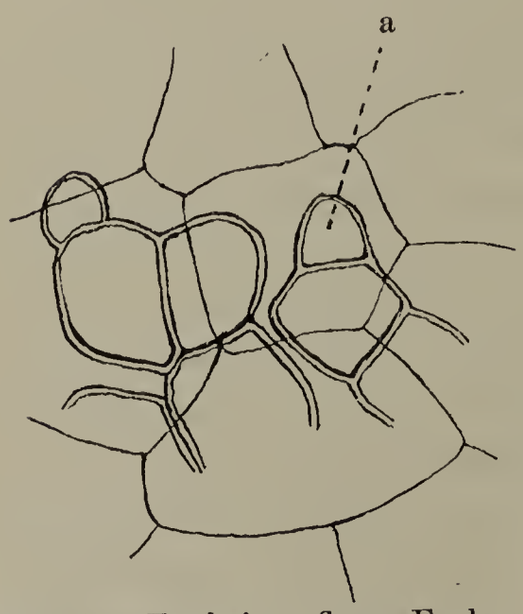


Fig. 2. Taphrina flava Farlow. Abschnitt eines jungen Hymeniums von oben. 600/1.

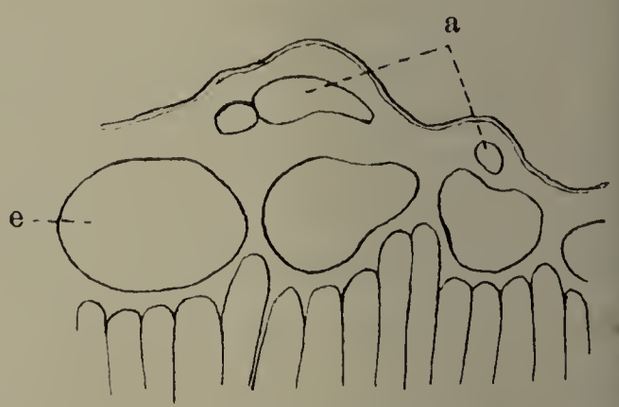


Fig. 3. Taphrina flava Farlow. Anlage eines subcuticularen Hymeniums. a Pilzhyphen. e Epidermis des Birkenblattes. 600/1.

Zellen von dem vegetativen Mycel loslöst. Der aus ihr sich bildende Askus stellt also immer die directe Fortsetzung der aufsteigenden Hyphe dar. Zwischen den solcher Weise an den Fäden festsitzenden

Schläuchen sind aber immer andere Aski in dem dichten Fruchtlager vorhanden, welche in keinem directen Zusammenhang mit dem Mycel stehen. Sie sind eben aus denjenigen Zellen des subcuticularen Hymeniums hervorgegangen, welche als seitliche Sprossungen von der am vegetativen Mycel entspringenden fertilen Zelle entstanden sind. Man kann sich von dieser Lage der Sache sehr leicht überzeugen, wenn man an geeigneten Querschnittpräparaten durch einen Druck auf das Deckglas das subcuticulare Askenlager von dem Blattgewebe zu trennen sucht. Die am Mycel festhängenden Schläuche verbleiben dann in ihrer Lage, während die übrigen sich leicht loslösen und an ihrer unverletzten meist abgestumpften Grundfläche erkennen lassen, dass sie nirgends mehr mit dem Mycel in Verbindung waren. Uebrigens habe ich mir auch durch Verfolgung der Entwickelungsgeschichte die Bestätigung für die Annahme einer subcuticularen Hymenialschicht verschafft. In Figur 2 ist eine Zellgruppe der subcuticularen Hymenialschicht des Pilzes mit doppelten Conturen gezeichnet. Die Umrisse der Epidermiszellen sind mit einfachen Conturen eingetragen. Es ergibt sich, dass einzelne der Zellen nicht von einem aufsteigenden Mycelfaden entspringen können, sondern vielmehr seitliche Auswüchse anderer Hymenialzellen sind. Die Zelle a zum Beispiel liegt direct über einer Epidermiszelle, an allen Seiten vom Rande derselben entfernt, und von einem Hyphenast, der etwa zwischen den Epidermiszellen aufsteigend zur Zelle hinbiegt, war an dem in der Zeichnung wiedergegebenen Präparat nichts zu entdecken. Figur 3 stellt einen Querschnitt durch den Rand einer Infectionsstelle dar; auch die dort getroffenen Pilzzellen waren nicht mit aufsteigenden Hyphenästen in directer Verbindung.

Taphrina flava Farlow schliesst sich also in ihrem Verhalten den Arten, wie Taphrina deformans Tulasne, Taphrina Cerasi Sadebeck, Taphrina nana Johanson an, deren vegetatives Mycel auch im Innern der Gewebe der Wirthspflanze wächst, um von dort aus Zweige in die subcuticulare Wandschicht emporzusenden, aus denen sich das Hymenium bildet.

Von den übrigen zu Magnusiella gestellten Arten habe ich noch die Taphrina Potentillae Johanson und Magnusiella Umbelliferarum Rostr. untersuchen können. Dort liegt in der That das Verhältniss vor, welches in der Gattungsdiagnose gefordert wird. Bei der ersteren wachsen zahlreiche Zellen der unter der Epidermis hinziehenden Mycelfäden direct zu schlanken Asken aus, welche sich dicht gedrängt in den Wänden zwischen den Zellen der Epidermis

emporstrecken, um nach Durchbrechung der Cuticula mit ihrem oberen Ende ins Freie zu gelangen. Abgesehen von der Form der Schläuche und von der Art ihres Freiwerdens verhält sich auch Magnusiella Umbelliferarum ähnlich. Es wird also bei diesen Formen in der That kein subcuticulares Hymenium gebildet. Durch die Vermittelung von Formen, wie die vorhin besprochene Taphrina flava Farlow, bei der jeder aufsteigende Hyphenast nur wenige subcuticulare Hymenialzellen entwickelt, können wir auch diese Arten leicht an die oben genannten Taphrina-Arten, wie Taphrina deformans Tulasne etc. anschliessen, wenn wir annehmen, dass die Verarmung der aus dem aufsteigenden Ast entstehenden Hymenialschicht weitergehend endlich dahin geführt hat, dass die eine empordringende Hyphe ohne weitere Verzweigung und Zertheilung direct zur askogenen Zelle wird. Die Taphrina lutescens Rostrup und Magnusiella Githaginis Sadebeck, welche ich leider nur aus Beschreibungen und Abbildungen kenne, dürften sich gleichfalls als Formen mit verarmter Hymenialschicht an die vorher besprochenen Arten anschliessen. Eine natürliche Verwandtschaftsgruppe dürften die beiden Arten kaum darstellen. Jedenfalls unterscheidet sich die Taphrina lutescens Rostrup von der letztgenannten Art in morphologischer Beziehung sehr wesentlich.

III.

Ursprünglich hatte ich die Absicht, meiner Arbeit den Titel: „Die Formenreihen der parasitischen Exoasceen“ zu geben, um nicht etwa beim Leser den Verdacht zu erwecken, dass ich mich ausschliesslich in hypothetischen Speculationen bewegen wolle. Nachdem ich aber auf Grund meiner Untersuchungen mit Berücksichtigung aller morphologischen Verhältnisse die Formenreihen ermittelt hatte, ergab sich die entwickelungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der einzelnen Gruppen mit so aufdringlicher Evidenz, dass ich mich vollberechtigt glaube, den zuerst gewählten Titel durch den andern zu ersetzen: „Die Entwickelungsreihen der parasitischen Exoasceen“. Es wird nur meine Sorge sein, ob es mir gelingen wird, dem Leser das Resultat meiner Untersuchungen in voller überzeugender Klarheit vor Augen zu führen.

Zunächst ist es nöthig, dass ich den Begriff, welchen ich im vorliegenden Falle mit dem Worte Entwickelungsreihe verknüpfe, klar lege. Die parasitischen Pilze im Allgemeinen müssen verhältnissmässig junge Formen sein; es ist nicht denkbar, dass sie in der morphologischen Ausbildung, welche sie gegenwärtig besitzen, existirt

haben, bevor die höheren Pflanzen, auf denen sie schmarotzen, in der Flora vorhanden waren.

Bezüglich des Nährbodens, d. h. bezüglich der Pflanzenspecies, die als Wirthe der Pilze dienen können, sind alle Arten der parasitischen Exoasceen sehr wählerisch. Manche Formen sind bisher nur auf einer einzigen Pflanzenart gefunden worden, andere können mehrere nahestehende Arten einer Gattung bewohnen, keine einzige Art ist auf Pflanzen beobachtet worden, welche verschiedenen verwandtschaftlich fernstehenden Gattungen angehören. Ich fasse dabei den Artbegriff im Allgemeinen in dem Umfange, wie es Sadebeck in seiner sorgfältigen Arbeit auf Grund sicherer morphologischer Unterschiede gethan hat. Als zur selben Art gehörig betrachte ich demnach auch die auf verschiedenen Wirthen lebenden Pilze, welche im Bau und in der Entwickelung übereinstimmen, und bei denen das Ausmaass der einzelnen Theile innerhalb der Grenzen übereinstimmt, innerhalb welcher auch Schwankungen an einem und demselben Individuum vorkommen können. Auch das Bild der Krankheit, welches durch den Pilz an den verschiedenen Nährwirthen hervorgerufen wird, pflegt sich gleichmässig zu gestalten. Indessen würde eine Verschiedenheit in dieser Beziehung allein noch nicht eine Verschiedenheit der Pilzart beweisen können, da die Krankheitserscheinung ja eine Reaction des Wirthskörpers auf den Angriff des Pilzes darstellt und also nicht allein von der Natur des Pilzes, sondern auch mit von der Beschaffenheit der Wirthspflanze abhängig ist.

Die Thatsache, dass die einzelnen nach morphologischen Merkmalen definirten Arten stets nur auf bestimmten Wirthspflanzen zu finden sind, könnte man nun dadurch zu erklären suchen, dass der veränderte Einfluss des Substrates der directe Grund für die morphologische Verschiedenheit der Pilze auf verschiedenen Nährpflanzen sei, dass also die Sporen einer und derselben Form, wenn sie auf verschiedenen und verwandtschaftlich nicht nahestehenden Wirthspflanzen zur Keimung gelangen, sich zu morphologisch verschiedenen Formen entwickeln. Wenn das in der That der Fall wäre, so müsste die Umgrenzung der Arten nach morphologischen Merkmalen für falsch erklärt werden; nur lange fortgesetzte Infectionsversuche könnten dann die Mittel liefern, um verschiedene Arten zu unterscheiden, wenn sie nicht gar zu dem Resultate führten, dass überhaupt nur eine einzige polymorphe Art existirt, die ihre Form und Lebensweise je nach der Beschaffenheit der Wirthspflanze modificirt, auf der sie zufällig zur Entwickelung gelangt. Es lässt sich indess leicht zeigen,

dass die morphologische Ausbildung der Formen in ihren Grundzügen nicht direct durch die Wirthspflanze beeinflusst wird. Auf der Schwarzerle findet sich wohl als häufigstes Parasit in Mitteleuropa die Taphrina Sadebeckii, ein Pilz, welcher auf den Blättern des Wirthes weisse oder gelbliche Flecke erzeugt und in einer Vegetationsperiode seine ganze Entwickelung zum Abschluss bringt. Die Sporenschläuche dieser Form sind verhältnissmässig gross und dick und werden von einer Stielzelle getragen, deren Querdurchmesser die Höhe gewöhnlich merklich übertrifft. Die Basis der Stielzelle ist häufig flach, seltener schwach zwischen die Epidermiszellen des Wirthes hinabgezogen. (Vgl. Fig. 4.) Auf derselben Wirthspflanze, Alnus glutinosa, kommt nun in demselben Verbreitungsgebiete ein zweiter Parasit, die Taphrina Tosquinetii Magnus, nicht selten vor, der sich in morphologischer Beziehung wesentlich von der Taphrina Sadebeckii unterscheidet. Taphrina Tosquinetii besitzt ein

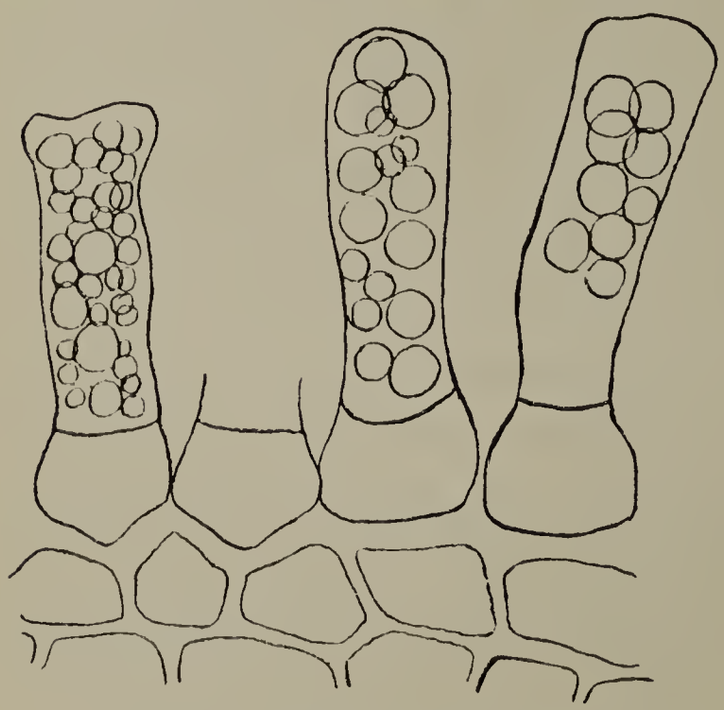


Fig. 4. Taphrina Sadebeckii (600/1 nach Sadebeck).

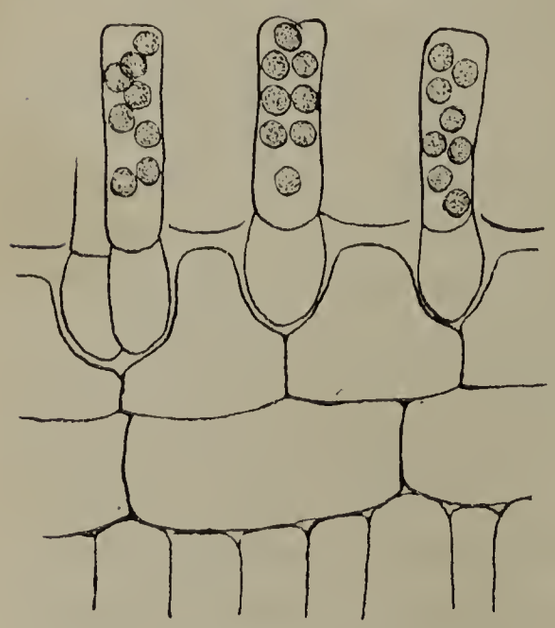


Fig. 5. Taphrina Tosquinetii (600/1).

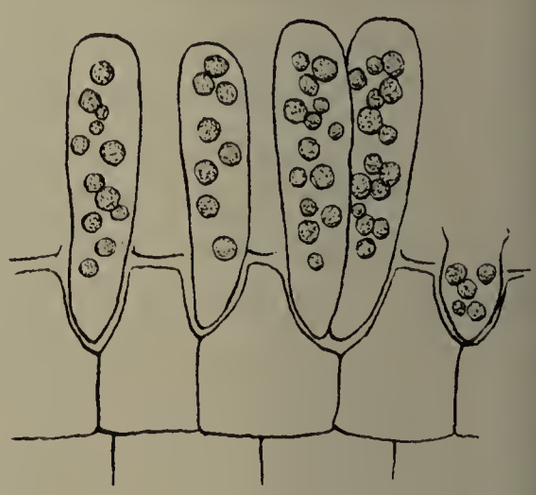


Fig. 6. Taphrina Alni incanae (600/1).

in den Sprossachsen überwinterndes Mycel, die Fruchtlager werden indess, wie bei Taphrina Sadebeckii, in den Blättern der Wirthspflanze angelegt, die reifen Asken aber erreichen kaum zwei Drittel der Länge

und selten die halbe Breite wie bei jenem. Die Stielzellen sind immer höher als breit und stecken meist tief zwischen den Zellen der Epidermis des befallenen Blattes. (Vgl. Fig. 5.) Endlich beherbergt Alnus glutinosa gelegentlich, wenn auch viel seltener, noch einen dritten Parasiten aus der gleichen Gruppe, nämlich die Taphrina Alni incanae Magnus, welche Deformationen der Carpelle erzeugt. Die Sporenschläuche dieser Art (vgl. Fig. 6) sind grösser und etwas weniger schlank als diejenigen von Taphrina Tosquinetii, erreichen aber die Dimensionen der Schläuche von Taphrina Sadebeckii nicht; ausserdem unterscheiden sie sich von den Asken der beiden anderen Arten sehr auffällig durch den Mangel einer Stielzelle. Die etwas verschmälerte Basis der Schläuche ist direct zwischen den Epidermiszellen der hypertrophirten Carpellblätter eingefügt. Wir haben also auf demselben Nährwirth neben einander in Mitteleuropa drei deutlich und scharf unterschiedene Formen, deren morphologische Differenzen nicht durch einen directen Einfluss des Substrates erklärt werden können. Ein anderes Beispiel bieten uns die Exoasceen, welche die Zwergbirke bewohnen. Es sind in diesem Falle gar vier Parasiten, welche in dem gleichen Verbreitungsbezirk den nämlichen Wirth bewohnen, nämlich die von Johanson beschriebenen Taphrina nana, Taphrina alpina, Taphrina bacteriosperma und Taphrina carnea (Fig. 7 bis 10). Neben einjährigen Formen kommen überwinternde, neben gestielten kommen stiellose Asken vor, die Schläuche der kleinsten Art sind kaum ein Viertel so hoch als die der grössten, kurz grösste morphologische Unterschiede kommen auf demselben Nährboden, auf demselben Wirth zur Ausbildung und beweisen uns, dass die Formgestaltung bei diesen Pilzen ein charakteristisches Merkmal der Arten und nicht von der directen Beeinflussung durch den Nährwirth abhängig ist.

Es kann nun durch die angeführten Beispiele natürlich nicht bewiesen werden, dass überhaupt die parasitischen Exoasceen nicht im Stande sind, unter dem directen Einfluss verschiedener Nährwirthe verschiedene Formen auszubilden, höchstwahrscheinlich werden ja auch in dieser Abtheilung „Varietäten“ vorkommen. Einzelne, der von Atkinson[1]) vor Kurzem neu beschriebenen Formen scheinen z. B. unter diesen Begriff zu fallen. Dass aber nebeneinander Arten existiren, bei denen die Hauptzüge der morphologischen Ausbildung, d. h. gerade diejenigen morphologischen Charaktere, welche als Artunterschiede angesehen werden müssen, unabhängig von der

1) Atkinson, Leaf curl and plumpockets. Cornell Univers. Agric. Exp. Stat. Bull. 73.

directen Beeinflussung des speciellen Nährbodens zu Stande gekommen und erblich sind, — das kann wohl auf Grund der obigen Beweisführung als feststehend gelten. Mit der soeben erörterten Frage darf die andere nicht verwechselt werden, ob die phylogenetische Entwickelung, der durch die morphologischen Merkmale definirten Arten, die wir ja als Endglieder phylogenetischer Reihen anzusehen haben, lediglich von inneren, in der Organisation der Pilze selbst gelegenen Ursachen beeinflusst war, oder ob unter dem Einfluss der Nährwirthe die phylogenetische Entwickelung in bestimmte Bahnen gelenkt wurde. Ein Versuch, diese Frage zu beantworten, würde uns nothwendig zu hypothetische Erörterungen führen müssen, da ja über das Wesen der Vererbung und der damit zu-

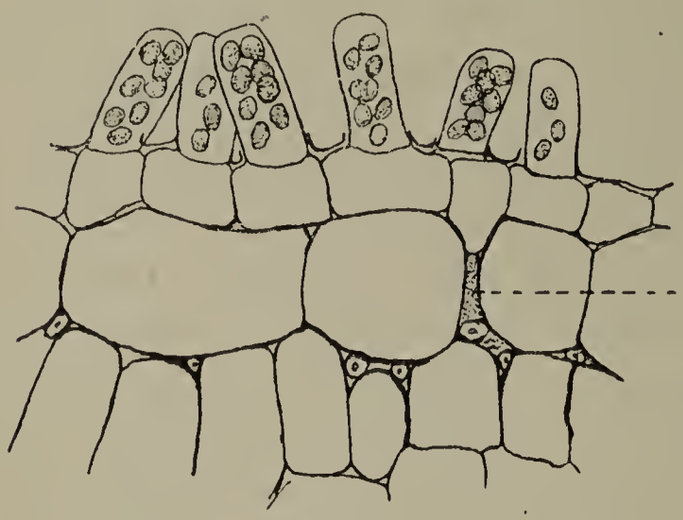


Fig. 7. Taphrina nana (600/1).

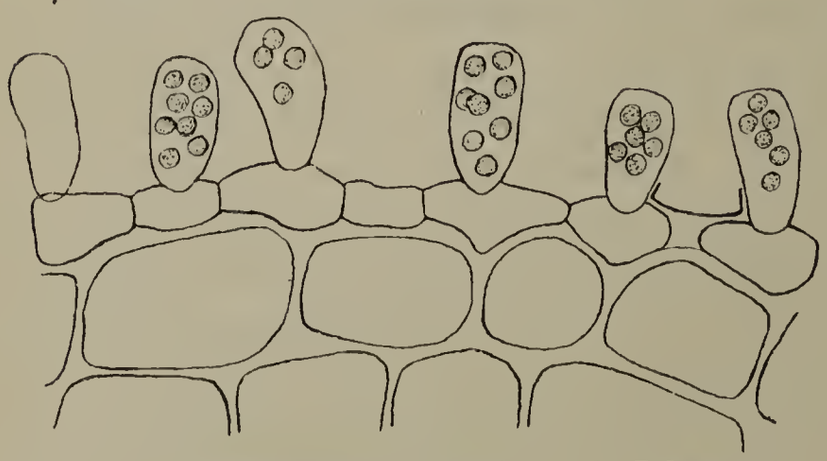


Fig. 8. Taphrina alpina (600/1 nach Johanson).

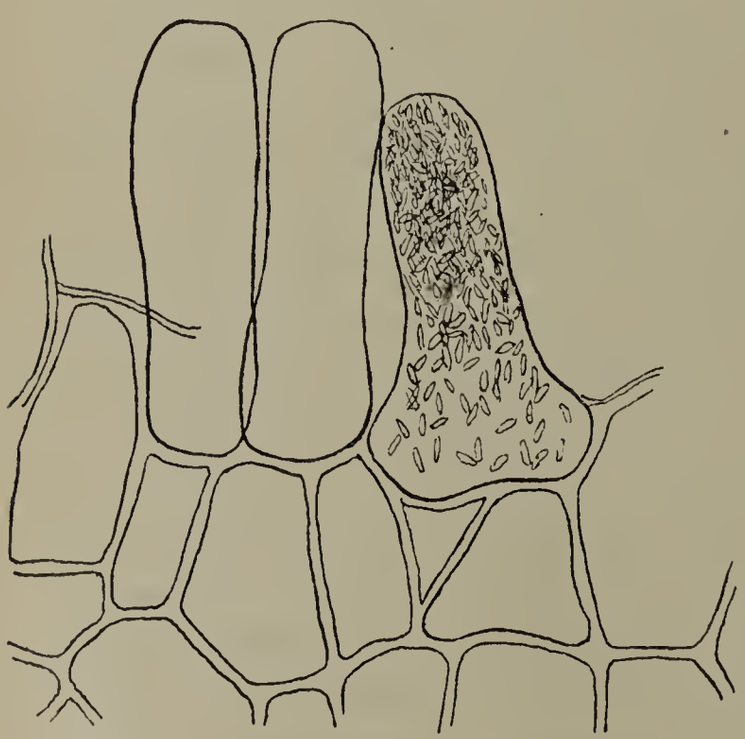


Fig. 9. Taphrina bacteriosperma (600/1 nach Johanson).

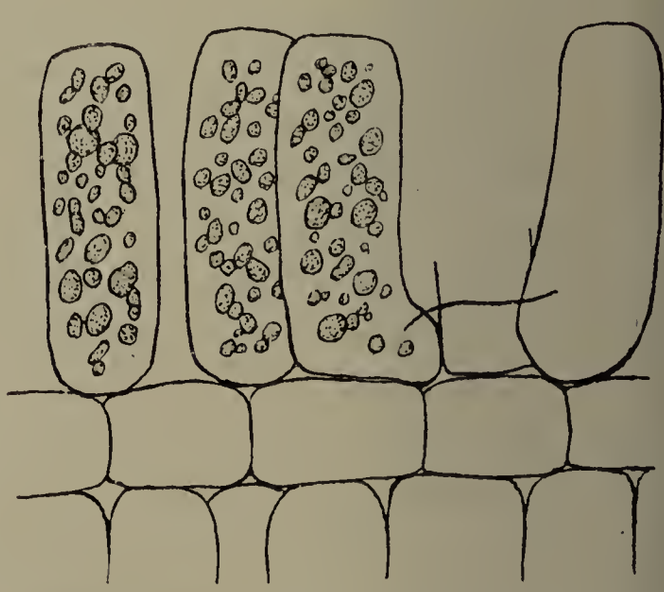


Fig. 10. Taphrina carnea (600/1).

sammenhängenden Weiterentwickelung keine Theorie, sondern nur sich wiedersprechende Hypothesen existiren. Nur das Eine können wir aus zahlreichen Analogien mit einiger Wahrscheinlichkeit erschliessen, dass der Parasitismus an sich, der Umstand, dass den Pilzen durch einen lebenden Wirth Nährstoff in ausreichender Menge und zusagender Beschaffenheit dargeboten wird, im Laufe der phylogenetischen Entwickelung eine Vereinfachung des Vegetationskörpers des Parasiten herbeigeführt haben wird. Dieser Schluss ist für unsere Untersuchung von einiger Bedeutung. Wie später gezeigt werden soll, können wir nämlich aus den bekannten Arten der parasitischen Exoasceen Formenreihen aufstellen, in denen ein allmählicher Uebergang in kleinsten Schritten von complicirter gebauten zu einfacheren Formen stattfindet. Mit Hilfe des Satzes, dass der Parasitismus eine Vereinfachung des Baues zur Folge hat, können wir die complicirtesten der Formen als diejenigen bezeichnen, die in ihrer morphologischen Ausbildung der Urform, von welcher alle parasitischen Exoasceen abzuleiten sind, am nächsten stehen. Es könnte die Frage aufgeworfen werden, ob sie nicht wirklich der Urform gleichen, deren Nachkömmlinge alle übrigen Formen sind. Wäre es der Fall und dürften wir in gleicher Weise jede folgende Art der Formenreihe ansehen als einen Typus, in dem die morphologischen Merkmale derjenigen Formen sich constant erhalten haben, von der die weiterfolgenden Arten abstammen: so wäre unsere Formenreihe direct eine Ahnenreihe, ein Stammbaum derjenigen Arten, welche sich durch die weitestgehende Vereinfachung ihres Vegetationskörpers als die jüngsten erweisen. Diese Annahme ist indess im höchsten Grade unwahrscheinlich. Denn gleichviel, ob wir annehmen, dass der Anstoss zur Entwickelung neuer Formen in inneren Ursachen in der Organisation des Pilzes selbst zu suchen sei, oder ob wir die den Fortentwickelungsprocess anregenden Ursachen in dem Einfluss des allmählich sich ändernden Substrates sehen: in jedem Falle sind alle Nachkommen der Urform den Entwickelungsimpulsen zugänglich gewesen; in allen von der Urform sich ableitenden Nachkommenreihen wird also auch ein Fortschritt aufgetreten sein. Der Umstand aber, dass der Entwickelungsgang in den einzelnen Nachkommenreihen verschieden schnell durchlaufen wird, bedingt es, dass die Endglieder jener Nachkommenreihen, nämlich die jetzt lebenden Arten, in verschiedenen Phasen der morphologischen Umbildung neben einander stehen, und dieser Umstand gibt uns eben das Mittel an die Hand, die Tendenz der die Artbildung beherrschenden Entwickelungsimpulse zu erkennen, den Weg und die Richtung

zu bestimmen, in welcher die morphologische Differenzirung bei den parasitischen Exoasceen vor sich gegangen ist und im Verlauf grösster Zeiträume weiter fortschreiten wird. Die Entwickelungsreihe soll also nicht gleichbedeutend sein mit Ahnenreihe oder Stammbaum, sondern Entwickelungsreihe in unserem Sinne ist die Reihenfolge der morphologischen Phasen, welche die Arten bei ihrer phylogenetischen Entwickelung durchlaufen haben.

IV.

Bei dem Versuch, unter den bis jetzt bekannten parasitischen Exoasceen verwandtschaftliche Gruppen zu erkennen, bin ich von der Betrachtung der Form der Fortpflanzungsorgane ausgegangen. Es ist ja eine von der Systematik der höheren Pflanzen vielhundertfach bestätigte Erfahrung, dass die vegetativen Organe, den verändernden Einflüssen äusseren Umstände weit mehr unterworfen sind, als die Reproductionsorgane, und mit Recht wird desshalb die Blüthenmorphologie bei der Aufstellung natürlicher Verwandtschaftskreise in allererster Linie berücksichtigt. Nicht anders liegt die Sache bei den Kryptogamen und in unserm speciellen Falle. Auch hier sind die vegetativen Organe der Beinflussung durch äussere Verhältnisse eher unterworfen als die Fortpflanzungsorgane, die dementsprechend in ihren Gestaltungsverhältnissen die Merkmale gemeinsamer Abstammung länger bewahren. Weist doch der Umstand, dass in der artenreichen und vielgestaltigen Reihe der Askomyceten in der Mehrzahl der Fälle das Fortpflanzungsorgan eine schlauchartige Zelle darstellt, aus deren Inhalt eine bestimmte Anzahl von Sporen entsteht, mit grosser Bestimmtheit darauf hin, dass aus der Form des Askus am ersten die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten erschlossen werden können. So dürfen wir also erwarten, dass diejenigen Arten der parasitischen Exoasceen, welche übereinstimmen in der Form des Askus, auch verwandtschaftlich nahestehen, d. h. von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten sind. Diese Annahme hat sich bei meinen Untersuchungen, wie im Folgenden gezeigt werden soll, durchaus bestätigt. Ueberblicken wir zunächst die Formverhältnisse der Sporenschläuche, so lassen sich deutlich vier Haupttypen unterscheiden, von denen ich die drei ersten nach Arten, welche als charakteristische Beispiele dienen können, als Filicina-, Betulae- und Pruni-Typus bezeichnen will. Den vierten Typus repräsentiren nur die beiden Arten Magnusiella Githaginis Sadeb. und Magnusiella Umbelliferarum Sadeb. Ich will diesen Typus mit Benützung des von Sadebeck für die

beiden Arten gewählten Gattungsnamens als Magnusiella-Typus bezeichnen. Das Schema in Fig. 11 wird am einfachsten eine Vorstellung von den vorliegenden Formverhältnissen gewähren. Der Filicina-Typus zeigt schlanke Schläuche, welche nach beiden Enden verschmälert und abgerundet sind. Die Schläuche des Betulae-Typus sind plump cylindrisch, am oberen Ende flach abgerundet, gestutzt oder schwach eingesenkt, unten gerade oder abgerundet. Bisweilen sind sie in der Mitte oder nach unten hin etwas eingezogen. Die Schläuche des Pruni-Typus sind keulenförmig bis schlank cylindrisch, oben flach abgerundet oder stumpf. Der Magnusiella-Typus zeigt grosse, sackartige, ovale, fast kugelige Schläuche. Die Zahl der zum Magnusiella-Typus gehörigen Arten ist zu gering, als dass wir von der vergleichenden Untersuchung derselben irgend welche besondern Resultate erwarten könnten. Ich lasse desshalb die Magnusiella Githaginis und Magnusiella Umbelliferarum in den folgenden Ausführungen zunächst unberücksichtigt und wende nur den drei erstgenannten Haupttypen, welche zahlreiche Vertreter besitzen, meine Aufmerksamkeit zu.

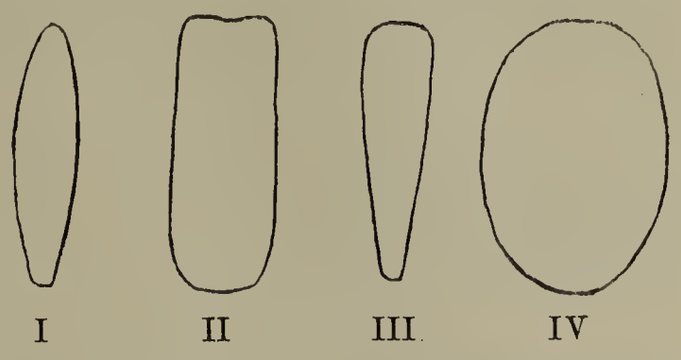


Fig. 11. Formtypen der Sporenschläuche bei den parasitischen Exoasceen. I Filicina-Typus, II Betulae-Typus, III Pruni-Typus, IV Magnusiella-Typus.

In der nachstehenden Liste ist die grössere Mehrzahl der bekannten Arten nach den Typen der Askenform geordnet zusammengestellt; ich habe dabei nur diejenigen Arten vorläufig unberücksichtigt gelassen, welche sich bezüglich der Form ihrer Sporenschläuche keinem der drei Askentypen direct unterordnen lassen. Um dem Leser eine schnelle Controlle der Angaben zu ermöglichen, ist bei jeder Art auf die Abbildungen im letzten Abschnitt meiner Arbeit verwiesen. Eine dritte Columne in der Liste gibt die Namen der Nährpflanzen an, auf denen die betreffende Art bisher beobachtet worden ist.

I. Filicina-Typus.

Name	Figur	Wirthspflanze
Taphrina Laurencia	26	Pteris quadriaurita Retz.
Taphrina Cornu cervi	24	Aspidium aristatum Sw.
Taphrina filicina Rostr.	25	Aspidium spinulosum Sw.
Taphrina lutescens Rostr.	27	Aspidium Thelypteris Roth.

II. Betulae-Typus.

Name	Figur	Wirthspflanze
Taphrina Ulmi Johans.	28	Ulmus campestris L.
		Ulmus montana With.
Taphrina Celtis Sadeb.	29	Celtis australis L.
Taphrina alpina Johans.	30	Betula nana L.
Taphrina nana Johans.	31	Betula nana L.
Taphrina Betulae Johans.	32 u. 33	Betula verrucosa Ehrh.
		Betula pubescens Ehrh.
Taphrina betulina Rostr.	34	Betula pubescens Ehrh.
		Betula odorata Bechst.
Taphrina carnea Johans.	35	Betula odorata Bechst.
		Betula intermedia Thom.
		Betula nana L.
Taphrina bacteriosperma Johans.	36	Betula nana L.
Taphrina flava Farlow.	37	Betula populifolia Willd.
		Betula papyracea Willd.
Taphrina turgida Sadeb.	38	Betula verrucosa Ehrh.
Taphrina epiphylla Sadeb.	39	Alnus incana DC.
Taphrina Sadebeckii Johans.	40	Alnus glutinosa Gaert.
		Alnus glutinosa × incana.
Taphrina Tosquinetii Magn.	42	Alnus glutinosa Gaert.
		Alnus glutinosa × incana.
Taphrina Robinsoniana	41	Alnus incana DC.
Taphrina aurea Fries.	47	Populus nigra L.
		Populus pyramidalis Roz.
		Populus monilifera Ait.
Taphrina Ostryae Massal.	44	Ostrya carpinifolia Scop.
Taphrina Aesculi (Ellis & Everhart)	66	Aesculus californica Nutt.
Taphrina acericola Massal.	68	Acer campestris L.
		Acer Pseudoplatanus L.
Taphrina polyspora Johans.	69	Acer tataricum L.

III. Pruni-Typus.

Name	Figur	Wirthspflanze
Taphrina Crataegi Sadeb.	50	Crataegus oxyacantha L.
		Crataegus monogyna Jacq.
Taphrina bullata	51	Pirus communis L.
		Pirus japonica Thunb.
Taphrina deformans Tul.	52	Amygdalus Persica L.
		Amygdalus communis L.
Taphrina minor	53	Prunus Chamaecerasus Ehrh.
Taphrina Insititiae Johans.	54	Prunus Insititia L.
		Prunus domestica L.
		Prunus pennsylvanica L.

Name	Figur	Wirthspflanze
Taphrina decipiens (Atkinson)	55	Prunus americana Marsh.
Taphrina Cerasi Sadeb.	56	Prunus Cerasus L.
		Prunus avium L.
Taphrina Pruni Tul.	57	Prunus domestica L.
Taphrina mirabilis (Atkinson)	58	Prunus americana Marsh.
		Prunus angustifolia Marsh.
		Prunus hortulana L. H. Bailey.
Taphrina Farlowii Sadeb.	59	Prunus serotina L.
Taphrina confusa (Atkinson)	60	Prunus virginiana L.
Taphrina Rostrupiana (Sadeb.)	61	Prunus spinosa L.
Taphrina communis Sadeb.	62	Prunus pumila L.
		Prunus americana Marsh.
		Prunus maritima Wang.
		Prunus nigra Ait.
Taphrina longipes (Atkinson)	63	Prunus americana Marsh.
Taphrina rhizipes (Atkinson)	64	Prunus triflora Roxbgh.
Taphrina Potentillae Johans.	65	Potentilla silvestris Neck.
		Potentilla canadensis L.
		Potentilla geoides MB.

Die vorstehende Aufzählung umfasst von den für die Classificirung in Betracht kommenden 46 Arten mehr als fünf Sechstel; nur folgende sieben Arten mussten vorläufig unberücksichtigt bleiben:

Name	Figur	Wirthspflanze
Taphrina Alni incanae Magn.	43	Alnus incana DC.
		Alnus glutinosa Gaert.
		Alnus rubra Bongard.
Taphrina Johansoni Sadeb.	48	Populus tremula L.
		Populus tremuloides Mchx.
		Populus grandidentata Mchx.
Taphrina rhizophora Johans.	49	Populus alba L.
Taphrina Carpini Rostr.	45	Carpinus Betulus L.
Taphrina Kruchii Vuillemin		Quercus Ilex L.
Taphrina coerulescens Tul.	46	Quercus sessiliflora Sm.
		Quercus pubescens Willd.
		Quercus Cerris L.
		Quercus rubra L.
		Quercus tinctoria Bautr.
		Quercus alba L.
		Quercus coccinea Wang.
		Quercus aquatica Catesby.
		Quercus laurifolia Michx.
		Quercus cinerea Michx.
Taphrina purpurascens Robins.	67	Rhus copallina L.

Die Sporenschläuche dieser sieben Arten besitzen sämmtlich keine Stielzelle, oder richtiger gesagt, bei ihnen ist der Askus nicht durch eine Querwand von der Stielzelle abgetrennt. Es ist also die Stielzelle gewissermaassen direct als formbildendes Element in den Askus mit aufgenommen worden und darauf beruhen auch im Wesentlichen die Abweichungen, welche nicht gestatteten, die Sporenschläuche einem der Typen unterzuordnen. Wenn wir diesem Umstande Rechnung tragen, d. h. wenn wir bei der Classificirung nur die Form des oberen Theiles der Sporenschläuche in Betracht ziehen und die Ausbildung des der Stielzelle entsprechenden Basaltheiles unberücksichtigt lassen, so lassen sich auch diese Arten in die Liste einreihen.

Die Sporenschläuche von Taphrina Alni incanae Magn. sind in dem unteren zwischen die Epidermiszellen der Wirthspflanze eingedrängten Theil verschmälert und zugespitzt. Im Uebrigen sind sie plump cylindrisch, oben flach abgerundet und ähneln in Form und Grösse etwa den Asken von Taphrina Betulae. Bei Taphrina Johansoni Sadeb. und Taphrina rhizophora ist gleichfalls das untere Ende des Askus zwischen die Zellen des Wirthes hinabgedrängt, die Verschmälerung und Verlängerung des Basaltheils ist aber hier noch viel beträchtlicher als bei der vorher besprochenen Art. Im oberen Theil stimmen die colossalen Sporenschläuche ganz mit den Asken der Taphrina aurea Fries überein, die wir wegen ihrer cylindrischen Gestalt zum Betulae-Typus rechnen mussten. Aehnlich liegt auch das Verhältniss bei Taphrina coerulescens Tul., deren Sporenschläuche unten rhizoidartig in das Gewebe eindringen, im oberen Theil aber den Betula-Typus leicht erkennen lassen. Bei Taphrina Carpini Rostr. und Taphrina purpurascens Robins. sind die Sporenschläuche sehr plump gebaut und am oberen Ende flach abgerundet oder stumpf. Sie haben mit dem Filicina- und Pruni-Typus nicht die geringste Aehnlichkeit. Von gewissen Formen im Betulae-Typus sind sie nur dadurch unterschieden, dass das abgeflachte basale Ende häufig mehr oder minder stark verbreitert ist. Auch hier gibt nur der der Stielzelle entsprechende Theil des Sporenschlauches durch seine Ausbildung Veranlassung zur Abweichung vom Typus. Und das Gleiche gilt auch von der letzten Art von Taphrina Kruchii, bei der die grossen, plumpen cylindrischen Sporenschläuche an der Basis ziemlich plötzlich verbreitert und ausserdem in zahnwurzelartige Fortsätze nach unten hin ausgewachsen sind. Es schliessen sich also alle sieben vorher nicht classificirten Arten dem Betulae-Typus an.

Aus unserer Liste ergibt sich nun ein sehr auffälliges und bemerkenswerthes Resultat. Es zeigt sich nämlich, dass ausnahmslos alle auf Farnen gefundenen parasitischen Exoasceen den Filicina-Typus in ihrer Askenform repräsentiren, dass alle auf Julifloren schmarotzenden Arten den Betulae-Typus aufweisen und dass alle zu unserer Gruppe gehörenden Parasiten der Rosaceen sich nach der Form ihrer Asken dem Pruni-Typus anschliessen. Ja bei zwei Typen können wir sogar den Satz umkehren, indem der Filicina-Typus nur bei den auf Farnen lebenden Arten vorkommt, der Pruni-Typus ganz ausschliesslich den Exoasceen der Rosaceen zukommt. Unter den Arten, welche den Betulae-Typus der Asken zeigen, treffen wir neben solchen, die auf Julifloren schmarotzen, auch noch eine geringe Anzahl anderer, die aber allesammt in den engen Verwandtschaftskreis der Eucyclier gehören.

Als allgemeiner Satz ausgesprochen, lautet das Resultat unserer Classificirung also: Die auf verwandten Nährpflanzen lebenden Exoasceen erweisen sich durch die Uebereinstimmung der Askenform als stammesverwandte Arten. Bezüglich des Filicina- und Pruni-Typus können wir hinzufügen: Die Arten, welche wir auf Grund der Uebereinstimmung in der Askenform als stammesverwandt erkannt haben, leben auf stammesverwandten Nährpflanzen.

Dieses auffällige Zusammentreffen von Stammesverwandtschaft bei Parasiten und Nährwirth kann wohl nur in einer einzigen Weise seine Erklärung finden, nämlich dadurch, dass die Arten der parasitischen Exoasceen aus gemeinsamem Ursprung zugleich mit den Arten der von ihnen bewohnten höheren Pflanzen in allmählicher Fortbildung sich entwickelt haben.

Bei den complicirt gebauten Vegetationskörpern der höheren Pflanzen, welche den parasitischen Exoasceen als Nährwirth dienen, sind selbstverständlich die morphologischen Merkmale, welche zur Erkennung der Stammesverwandtschaft benutzt werden können, viel zahlreicher und viel auffälliger als bei den Parasiten, deren wenigzelliger Vegetationskörper nur geringe Gliederung aufweist. Ob eine höhere Pflanze zu den Farnen oder in den Verwandtschaftskreis der Julifloren oder der Rosaceen gehört, darüber wird wohl niemals ein Zweifel bestehen können. Dementsprechend muss die verwandtschaftliche Stellung der Wirthspflanze für die Verwandtschaft der sie bewohnenden Exoasceen das beste Criterium bilden. Auf Grund dieser Erwägung erkennen wir, dass die Arten des Betulae-Typus, welche uns nach der Askenform als einheitliche Gruppe erscheinen mussten, zwei offenbar

nahestehenden Stämmen angehören, von denen der eine nur Julifloren, der andere nur Eucyclier bewohnt. Die aufgestellten allgemeinen Sätze werden durch diese Erkenntniss in keiner Weise berührt; es ergibt sich nur, dass das morphologische Merkmal, welches wir in Ermangelung eines besseren zur Eintheilung der Exoasceen verwendeten, wohl ausreichte, um die Arten des Filicina-Stammes und des Pruni-Stammes unter sich und von den übrigen zu trennen, dass es aber nicht fein genug war, um die nahe verwandten Stämme, welche auf Julifloren und Eucycliern leben, scharf und sicher zu trennen.

Nachdem nun einmal die Verwandtschaft der Nährpflanze als bestes Merkmal für die Verwandtschaft der parasitischen Exoasceen erkannt worden ist, sind uns die Grundzüge für die systematische Anordnung der parasitischen Exoasceen ohne Weiteres gegeben. Wir unterscheiden abgesehen von den beiden Magnusiellaarten vier Stämme:

I. der Filicina-Stamm auf Pteridophyten,
II. der Betulae-Stamm auf Julifloren,
III. der Pruni-Stamm auf Rosifloren,
IV. der Aesculi-Stamm auf Eucycliern.

Im Allgemeinen ist in allen Stämmen die Ausbildung der Vegetations- und Fortpflanzungsorgane sehr übereinstimmend, die Unterschiede, welche in der Form der Asken gefunden wurden, sind geringfügig und lassen sich leicht durch hypothetische Mittelformen überbrücken, alle sonstigen artunterscheidenden Merkmale aber wiederholen sich, wie wir sehen werden, in den verschiedenen Stämmen. Es steht also nichts der Annahme entgegen, dass die Stämme unter sich verwandt und von einem gemeinsamen Ursprung abzuleiten sind, dass nur einmal in früher geologischer Epoche der Uebergang einer Stammform von saprophytischer Lebensweise zum Parasitismus stattgefunden hat und dass die heute unterscheidbaren Stämme im Anschluss an die Weiterentwickelung der Wirthspflanze sich nach und nach von dem Urstamm abgezweigt haben. Besonders nahe stehen, wenn wir die Askenform berücksichtigen, der Aesculi- und der Betulae-Stamm. Auch der Pruni-Stamm kommt dem letztgenannten verhältnissmässig nahe. So erinnern z. B. die Asken von Taphrina Tosquinetii, welche sich durch den abgestutzten oder gar eingesenkten Scheitel als zum Betulae-Typus gehörig erweisen, in ihrem Gesammtumriss sehr an die schlanken Asken der meisten zum Pruni-Stamm gehörenden Arten. Andererseits finden sich bei Taphrina deformans, Taphrina Insititiae u. a. m. gelegentlich Asken, welche plump und stumpf sind, und so dem Betulae-Typus sehr nahe kommen. Der Filicina-Stamm

ist dagegen von allen übrigen durch die Askenform am weitesten verschieden. Es ist dadurch der Vermuthung Raum gewährt, dass die Abzweigung des Aesculi- und Pruni-Stammes von dem Betulae-Stamme verhältnissmässig in jüngerer Zeit erfolgt ist, während die Separation zwischen dem Filicina-Stamm und den damals noch gemeinsam verlaufenden übrigen Stämmen viel früher vor sich ging, — eine Vorstellung, die mit dem geologischen Alter der Stämme der Wirthspflanzen vortrefflich in Einklang steht.

V.

Wollten wir streng systematisch vorgehen, so würde es nöthig sein, jetzt zunächst den Filicina-Stamm als den ältesten einer näheren Betrachtung zu unterziehen. Dieser älteste Stamm ist indess zugleich ein alternder Stamm, er umfasst nur wenige unter einander sehr verschiedene Arten, die sparsam über ein sehr weites Verbreitungsgebiet vertheilt sind. Ich ziehe es desshalb vor, zuerst einen lebenskräftigeren und artenreicheren Stamm in den Mittelpunkt der Betrachtung zu stellen, weil wir dort am ersten vermittelnde Uebergänge zwischen scharf getrennten morphologischen Ausbildungsformen erwarten dürfen und Anhaltspunkte über den Bildungsgang, welcher im Laufe der phylogenetischen Entwickelung zu der verschiedenartigen Ausgestaltung der Arten geführt hat.

Der artenreichste unter den vier Stämmen ist der Betulae-Stamm. Derselbe umfasst mehr als 20 Arten, also fast die Hälfte aller berücksichtigten Formen. Man könnte vielleicht unter den Arten dieses Stammes bei genauer Berücksichtigung aller Form- und Grössenverhältnisse der Sporenschläuche noch wieder gesonderte Gruppen unterscheiden. So bilden offenbar die drei auf Populusarten lebenden Taphrinen mit ihren colossalen Asken eine solche Gruppe. Die fünf auf Alnusarten lebenden Pilze scheinen in der Verbreiterung des Schlauches unter dem Scheitel und in der Einsenkung der Scheitelfläche ein gemeinsames Merkmal zu besitzen. Auch die auf Quercus lebenden Arten zeigen in der Form der Sporenschläuche gewisse übereinstimmende Züge, die bei den Asken der übrigen Arten des Stammes nicht vorhanden sind. Dadurch gewinnt der früher ausgesprochene Satz eine neue Stütze, dass die Artbildung bei den parasitischen Exoasceen im Anschluss an die Artwandelung der Wirthspflanzen sich vollzogen hat, dass eine sprungweise Veränderung der Formen ebenso wie eine sprungweise Verbreitung auf neue andersartige Nährwirthe im Entwickelungsgange dieser Pilzgruppen keine

Rolle gespielt haben. Wir werden aus diesem Umstand bei der systematischen Anordnung der Arten innerhalb der Stämme Nutzen ziehen. Für die folgende Betrachtung ist indess die systematische Zergliederung der Stämme in Zweige und Artgruppen von keiner wesentlichen Bedeutung. Wir erstrecken unsere Betrachtung gleichzeitig auf alle Arten des Stammes und beschränken uns auf die Darlegung der Entwickelungsphasen, die in der morphologischen Ausbildung der Arten und Formen bald in dieser, bald in jener natürlichen Artgruppe, bald in mehreren gleichzeitig zum Ausdruck kommen können.

Als Ausgangspunkt benutzen wir dabei die Gestaltungsverhältnisse des den Asken räumlich am nächsten liegenden Theiles des Pilzkörpers, der Stielzelle.

Wir können leicht die Arten des Stammes in zwei Gruppen trennen, in dem wir als Unterscheidungsmerkmal den Umstand benutzen, ob die Asken eine Stielzelle besitzen oder nicht.

I. Formen mit Stielzelle.

Taphrina Ulmi Johans.
Taphrina Celtis Sadeb.
Taphrina Betulae Johans.
Taphrina alpina Johans.
Taphrina nana Johans.
Taphrina betulina Rostr.
Taphrina turgida Sadeb.
Taphrina epiphylla Sadeb.
Taphrina Sadebeckii Johans.
Taphrina Tosquinetii Magn.
Taphrina Robinsoniana.
Taphrina Ostryae Massalongo.

II. Formen ohne Stielzelle.

Taphrina bacteriosperma Johans.
Taphrina carnea Johans.
Taphrina flava Farlow.
Taphrina Alni incanae Magn.
Taphrina Carpini Rostr.
Taphrina Johansoni Sadeb.
Taphrina rhizophora Johans
Taphrina coerulescens Tul.
Taphrina Kruchii (Vuillemin).
[1])

Nur eine Art des Stammes, Taphrina aurea Fries, muss von der Eintheilung ausgenommen werden. Sie stellt ein Verbindungsglied zwischen den beiden Gruppen dar, indem bei ihr neben gestielten Asken auch ungestielte Schläuche vorkommen.

Es tritt nun zunächst die Frage auf, welche Bedeutung der Stielzelle der Asken zukommt. Wir finden dieselbe in ähnlicher Ausbildung in anderen Abtheilungen der Askomyceten nirgends wieder.

---

1) Hier würde sich ferner wohl noch die Taphrina virginica Sadeb. auf Ostrya virginica aufschliessen, deren Vorhandensein Sadebeck vor kurzem (Forstl. naturw. Zeitschr. 1895 p. 87) bekannt gegeben hat. Da indess eine genauere Beschreibung bisher nicht gegeben wurde, lasse ich die Form vorerst unberücksichtigt. Ich zweifle nicht, dass die stiellosen Asken der Art den Betulae-Typus zeigen werden.

Als eine aus biologischen Gesichtspunkten erklärliche Neubildung bei den parasitischen Exoasceen, d. h. als eine Anpassungserscheinung an besondere Verhältnisse, kann dieselbe wohl deshalb schon nicht aufgefasst werden, weil unter den jetzt lebenden Arten, soweit wir dieselben kennen, die Zahl der Formen mit stiellosen Asken nicht wesentlich hinter der Zahl der Arten mit gestielten Asken zurückbleibt; in dem Betulae - Stamm halten sich die beiden, wie aus der obigen Aufzählung hervorgeht, fast die Wage. Dabei kommen gelegentlich auch, abgesehen von dem bei Taphrina aurea gegebenen Falle, Arten mit Stielzelle neben Arten ohne Stielzelle auf der nämlichen Wirthspflanze vor, so auf Betula nana die gestielten Taphrina alpina und Taphrina nana neben den ungestielten Taphrina bacteriosperma und Taphrina carnea. Wir müssen also versuchen, die Stielzelle aus morphologischen Gesichtspunkten zu erklären.

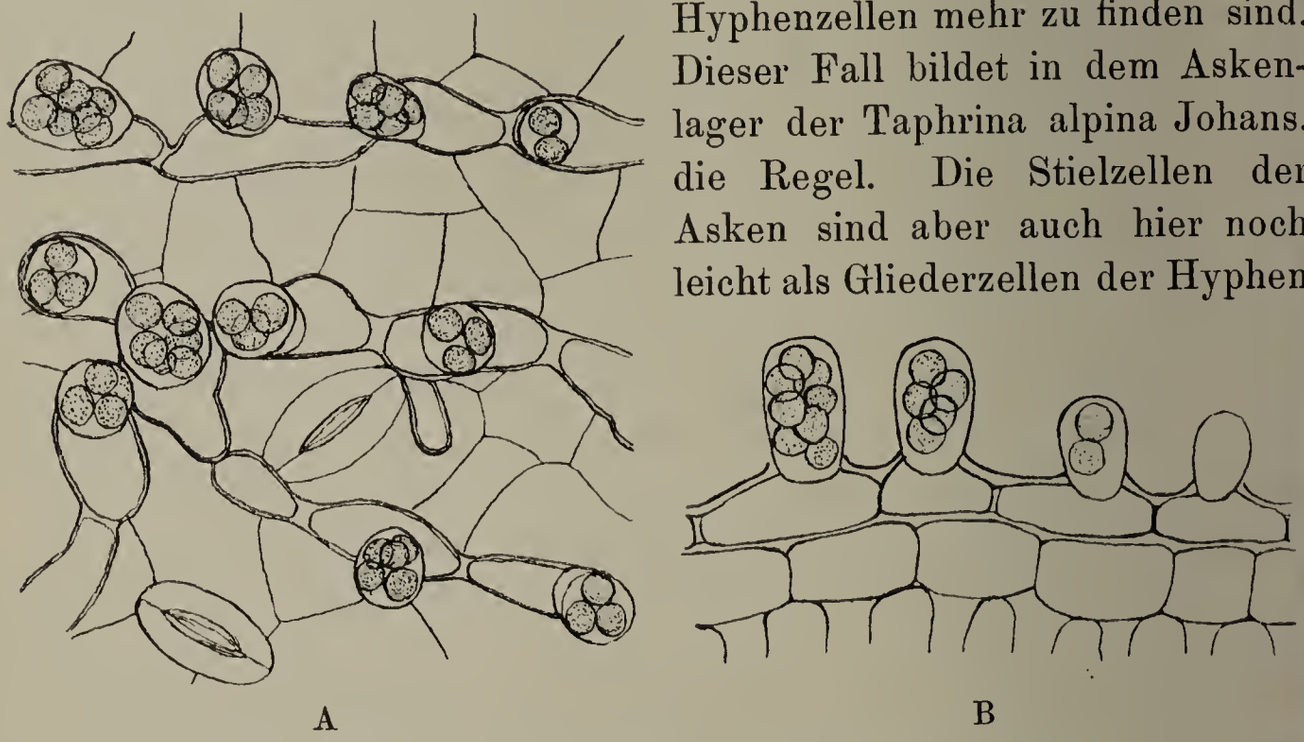
Einen Anhaltspunkt bietet uns die Form und Entwickelung der Stielzelle bei Taphrina Celtis. Der Pilz, welcher auf Celtis australis schmarotzt, besitzt reich verästelte, durch Querwände gegliederte Hyphen, welche sich unter der Cuticula des jungen Blattes ausbreiten. Eine mehr oder minder grosse Anzahl der Zellen, aus denen die Hyphen zusammengesetzt sind, zeichnen sich bald vor ihren Nachbarn durch einen reicheren Gehalt an körnigem Protoplasma aus. Sie sind es, an denen die Anlagen der Asken zunächst als kurze papillenartige Ausstülpungen hervortreten. Sobald die Asken eine gewisse Grösse erreicht haben, werden sie durch eine Querwand von der sie tragenden Hyphenzelle abgetrennt und entwickeln sich nun selbständig bis zur Reife. Die Hyphenzellen, an welchen die Asken entspringen, sind die Stielzellen. (Vgl. Fig. 12.) Sie unterscheiden sich in ihrer Form von den zwischen ihnen liegenden vegetativen Hyphenzellen nicht wesentlich und bleiben mit denselben bis zur Askenreife im Verbande. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Taphrina Ulmi, welche Sadebeck[1]) in seinen Untersuchungen über die Pilzgattung Exoacus eingehend behandelt hat. Auch dort sind die Stielzellen der Asken noch im ausgewachsenen Zustande leicht als Hyphenzellen zu erkennen, die im Zellverbande der Hyphen zwischen vereinzelten gleichgeformten vegetativen Zellen eingefügt sind.

In seiner Schilderung des Entwickelungsganges des Askenlagers von Taphrina Ulmi gibt Sadebeck an, dass gelegentlich bei kräftiger

---

1) Sadebeck, Untersuchungen über die Pilzgattung Exoascus. Hamburg 1884 (Jahrb. d. wiss. Anst. zu Hamburg 1883, p. 103).

Entwickelung des Parasiten in einzelnen Abschnitten der Hyphen alle Zellen, oder doch fast alle Zellen, Asken erzeugen können, so dass in solchen Fällen neben den Stielzellen der Asken keine vegetativen Hyphenzellen mehr zu finden sind. Dieser Fall bildet in dem Askenlager der Taphrina alpina Johans. die Regel. Die Stielzellen der Asken sind aber auch hier noch leicht als Gliederzellen der Hyphen



A B

Fig. 12. Hyphen von Taphrina Celtis mit jungen Asken.
A von oben, B in der Seitenansicht (600/1).

zu erkennen, an deren Oberseite ein Askus entspringt; sie sind ziemlich schmal, aber oft ausserordentlich lang gestreckt in der Richtung parallel zur Oberfläche des Blattes. Bei Taphrina alpina sehen wir also einen Fortschritt in der Differenzierung des Vegetationskörpers in der Weise hervortreten, dass an einem bestimmten Theil des Mycels, demjenigen nämlich, welcher unter der Cuticula der Blattunterseite ausgebreitet ist, alle Hyphenzellen Sporenschläuche tragen, während die übrigen Mycelzellen keine Asken erzeugen. Eigenthümlich ist der Umstand, dass auch die Hyphenäste, welche unter der Cuticula der Blattoberseite in reichlicher Verzweigung sich ausbreiten, nicht zur Ausbildung von Fortpflanzungsorganen gelangen, wie Johanson[1]), der diese Art untersuchte, ausdrücklich bemerkt. Seine Angabe lautet in der Uebersetzung folgendermaassen:

„Das sterile Mycel verläuft über den radialen Wänden der Epidermiszellen. Sporenschläuche bilden sich nur an der gewöhnlich concaven Blattunterseite. . . . Das stark verzweigte Mycel ist auch an der Blattoberseite ausgebreitet. Ich habe aber dort nie irgendwelche ausgebildete Sporenschläuche angetroffen, sondern es scheint völlig steril zu sein.“

1) Johanson, Studier öfver svampslägtet Taphrina. Bihang till k. Svenska Vet.-Akad. Handlingar XIII Afd III No. 4.

Die Taphrina nana, welche gleichfalls von Johanson untersucht wurde, steht der eben genannten Art sehr nahe. Sie kommt gleichfalls auf Betula nana vor und besitzt wie Taphrina alpina ein perennirendes Mycel, welches indess intercellular auch in den tieferen Gewebeschichten der Organe ausgebreitet ist. Der fertile Mycelabschnitt findet sich bei dieser Art auf beiden Blattseiten sogar vorwiegend häufig auf der Blattoberseite vor. Die Stielzellen sind hier nicht so breit als bei Taphrina alpina, sie übertreffen die Breite der Askenbasis selten um mehr als das Doppelte. Wo die Schläuche dichter gedrängt entwickelt sind, bleiben die Stielzellen verhältnissmässig hoch und schmal, so dass sie bisweilen kaum breiter sind als die Asken.

Der Gruppe von Formen, bei denen die Stielzellen durch ihre relativ grosse Breite noch ihre Natur als Hyphenzellen erkennen lassen, schliessen sich noch zwei weitere Arten an: Taphrina Betulae Johans. und Taphrina epiphylla Sadeb. Bei der erstgenannten Art, besonders bei der von Sadebeck als var. autumnalis bezeichneten Form (Fig. 33 S. 336), ist das Verhältniss sehr deutlich; dort ist die Stielzelle ihrer Form und Lage nach in der That eine Zelle der verzweigten Hyphe, an deren Oberseite ein Askus hervorsprosst. Weniger leicht ist die Thatsache bei Taphrina epiphylla (Fig. 39 S. 340) erkennbar. Wenn bei dieser Art die Asken dicht gedrängt nebeneinander stehen, so sind auch die Stielzellen kaum breiter als der Askus, und häufig sieht man noch, dass dieselben am untern Ende stumpf zugespitzt und ein wenig zwischen die Epidermiszellen der Nährpflanze hineingedrängt sind. Gewöhnlich aber findet man die Asken am Rande der Infectionsstellen lockerer gestellt und dort sind dann auch die Stielzellen breiter und flach ausgebreitet. Gelegentlich sieht man sogar, dass zwischen den Stielzellen, welche Asken tragen, noch unveränderte Hyphenzellen gelegen sind, so dass ein ganz ähnliches Verhalten der Hyphen hier ausnahmsweise constatirt werden kann, wie es bei Taphrina Ulmi und Taphrina Celtis die Regel bildet.

Die Fälle bei Taphrina nana Johans. und Taphrina epiphylla Sadeb., in denen im dichtgedrängten Askenlager die Stielzelle nur wenig breiter ist als der Askus, leiten uns schrittweise hinüber zu den Stielformen bei Taphrina Sadebeckii, Taphrina betulina und Taphrina Ostryae. Bei Taphrina betulina (Fig. 13) erscheint häufig die Stielzelle wie in der Figur direct als untere Fortsetzung des walzenförmigen Askus, bisweilen aber ist auch die Stielzelle breiter und flach. Die Stielzellen der Asken von Taphrina Ostryae (Fig. 44 S. 343) sind meist nach unten hin stumpf zugespitzt und zwischen die Epidermiszellen eingedrängt.

Die Zuschärfung der Stielzellen nach unten hin ist wohl dasjenige Moment, welches am meisten geeignet ist, die bei einer Hyphenzelle zu erwartenden Formverhältnisse zu verwischen. Sie beruht auf einem Wachsthum der Zelle senkrecht zu ihrer Längsrichtung und zu ihrer ursprünglichen Flächenausbreitung. Fälle, wie die vorhin angeführten, bei denen neben flachen Stielzellen auch zugespitzte anzutreffen sind, beweisen uns, dass auch die zugespitzten Stielzellen ihrer morphologischen Natur nach für nichts anderes gehalten werden dürfen, als für Hyphenzellen, aus denen sich ein Askus entwickelt. Bei Taphrina turgida und Taphrina Tosquinetii tritt, wenn ich so sagen darf, die Tendenz der Stielzelle, ein Wachsthum senkrecht zur Flächenausbreitung des Mycels zu bethätigen, besonders hervor. Bei der ersteren erreicht, wie Figur 14 zeigt, die Höhe der Stielzellen nicht selten die doppelte, bei der letzteren (Fig. 42 S. 342) gar die dreifache Dimension der Breite. Die Stielzellen sind nach unten kegelförmig verjüngt und dringen in das Gewebe der Nährpflanze ein. Bei Taphrina turgida sind, wie Sadebeck angibt, bisweilen am untern Ende der Stielzelle mehrere zahnwurzelartige Fortsätze ausgebildet, welche die Zelle und den von ihr getragenen Askus an der Wirthspflanze befestigen. Die biologische Bedeutung der rhizoidartigen Ausbildung der Stielzelle ist im Allgemeinen leicht zu erkennen. Die vegetativen Zellen der hier besprochenen Formen gehen bald zu Grunde, so dass die Fortpflanzungsorgane allein in gedräng-

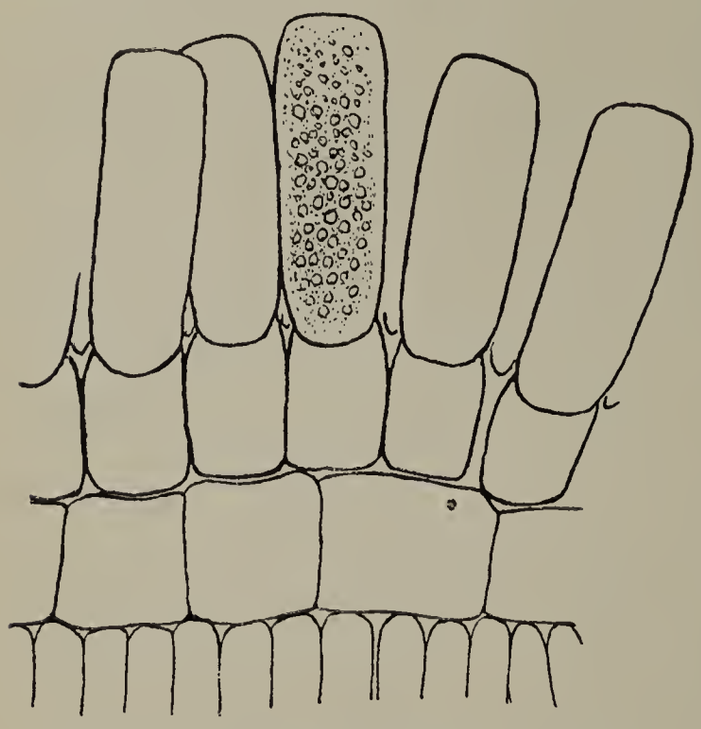


Fig. 13. Taphrina betulina (600/1.)

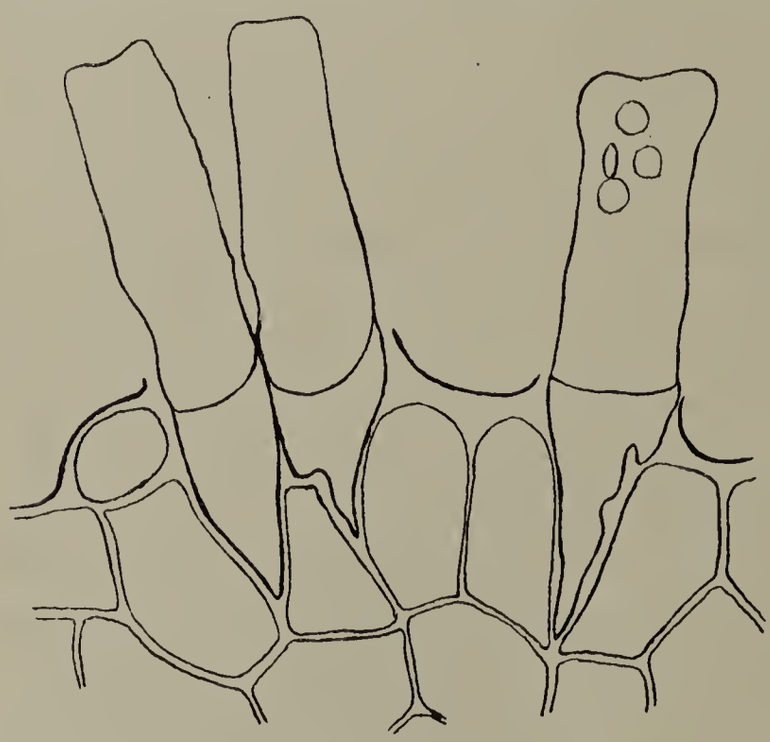


Fig. 14. Taphrina turgida (nach Sadebeck 600/1).

terem oder lockerem Lager auf der Wirthspflanze zu finden sind. Zur Ernährung der Asken ist offenbar ein reger Stoffaustausch zwischen Wirth und Parasiten erforderlich. Es muss also für die Entwickelung des Askus von Vortheil sein, wenn seine Stielzelle mit möglichst grosser Oberfläche mit den Zellen der Wirthspflanze in Berührung steht. Auch die sichere Befestigung des reifenden Askus an das Substrat dürfte wohl in manchen Fällen als eine vortheilhafte Function der rhizoidartigen Stielzellen zu betrachten sein.

VI.

Zu den Arten mit stiellosen Asken bildet, wie wir gesehen haben, Taphrina aurea einen Uebergang, indem bei dieser Art neben gestielten Asken auch ungestielte vorkommen können. Die Ausdrücke stiellos und ungestielt sind im Grunde genommen nicht der Thatsache entsprechend. Die Hyphenzelle, aus welcher ein Askus hervorgehen soll, kann nicht gänzlich fehlen, sie muss früher da sein als der Askus und die Entwickelungsgeschichte zeigt uns ja auch Stadien, in denen noch keine Asken, wohl aber die Hyphenzellen, aus denen die Asken hervorgehen werden, vorhanden sind. Viel eher schon könnte man das Verhältniss bei den hier zu betrachtenden Arten so auffassen, dass der Askus fehlt, dass also die Ausbildung der Sporen direct in der Stiellzelle vor sich geht. Indess auch diese Auffassung entspräche der Wirklichkeit nicht. Wir haben schon bei der Untersuchung zur Einordnung der Arten nach den Typen der Askenform die Wahrnehmung gemacht, dass bei den hierher gehörenden Arten in den oberen Theil des Askus die Formelemente vorhanden sind, durch welche sich die nächstverwandten Arten mit gestielten Asken auszeichnen, dass aber der untere Theil der Sporenschläuche oft eine besondere Ausbildung zeigt, welche darauf schliessen lässt, dass auch die Stielzelle an dem Aufbau des ganzen Schlauches mit betheiligt ist. Morphologisch verstanden sind also auch hier Stielzelle und Askus vorhanden, was fehlt, ist nur die trennende Cellulosewand zwischen den beiden Zellen. Dass auch im physiologischen Sinne beide Zellen noch vorhanden sind, ist nicht so leicht darzuthun, indess scheint es mir möglich, dass die Entdeckung eigenthümlicher physiologischer Vorgänge im lebenden Inhalt der Stielzelle einer parasitischen Exoascee, welche Dangeard[1]) im vorigen Jahre veröffentlicht hat, ein Mittel zu dem Nachweis bieten kann. Dangeard sah, dass in den Stiel-

1) Le Botanik. IV. Serie 1er et 2e fascicules p. 30. — Dangeard, La reproduction sexuelle des Ascomycetes.

zellen von Exoascus deformans, bevor die Askenbildung beginnt, zwei Zellkerne vorhanden sind und dass zur Anbahnung weiterer Entwickelung diese Zellkerne zu einem einzigen verschmelzen. Dangeard fasst diese Kernverschmelzung als einen Sexualakt auf; ich möchte den Vorgang, den der genannte Autor noch bei vielen andern Pilzen beobachtet hat, eher mit der Kernverschmelzung vergleichen, welche im Embryosack der Angiospermen zur Bildung des secundären Embryosackkernes führt. Dort wie hier bildet die Verschmelzung den Anstoss zu vegetativer Zellvermehrung. Wie dem auch sein mag, wenn durch allgemeines Vorkommen des Vorgangs in den Stielzellen der Asken erwiesen wäre, dass der Process eine wesentliche physiologische Function der Stielzelle darstellt, so würde das Auftreten des gleichen Vorganges in den direct zum Askus auswachsenden Zellen der Arten mit sogenannten stiellosen Asken das Vorhandensein der Stielzelle, die Ausbildung der Askosporen das Vorhandensein des Askus im physiologischen Sinne bethätigen. Um aber diese Untersuchung wirklich durchzuführen, fehlte mir vor allen Dingen von den günstigen Entwickelungsstadien das frische Untersuchungsmaterial. Die sehr subtile und mühsame Untersuchung würde ja auch für die allgemeine Frage, welche uns hier beschäftigt, nur von untergeordneter Bedeutung sein. Ich beschränke mich desshalb vorerst auf den gegebenen Nachweis, dass morphologisch betrachtet sowohl die Stielzelle als der Askus an dem Aufbau der Sporenschläuche bei den Arten mit sogenannten stiellosen Asken theilnehmen und dass wesentlich nur die fehlende Querwand die Formen dieser Gruppe von denen der vorher besprochenen Gruppe unterscheidet.

Entsprechend dieser Sachlage finden wir auch alle die Formverhältnisse, welche wir an der Stielzelle der Sporenschläuche in der ersten Gruppe kennen gelernt haben, hier im untern Abschnitt des Askus wieder. Bei einigen Arten, wie z. B. Taphrina Carpini (Fig. 15), ist der Basaltheil der Sporenschläuche viel breiter als der mehr oder minder scharf abgesetzte obere Abschnitt, wir haben also hier einen analogen Fall wie bei Taphrina nana Johans. oder Taphrina epiphylla, bei denen die Stielzelle breiter ist als der Askus, wodurch, wie wir sahen, ihre Natur als Hyphenzelle noch angedeutet ist. Auch bei Taphrina carnea (Fig. 16) sind die Sporenschläuche am basalen Ende bisweilen stark verbreitet, häufiger sind sie cylindrisch und auf der ganzen Länge gleich breit, ein Fall, der unter den Formen mit ge-

stielten Asken bei Taphrina betulina sein Analogon hat. An Taphrina carnea schliessen sich Taphrina bacteriosperma (Fig. 36 S. 338) und Taphrina flava

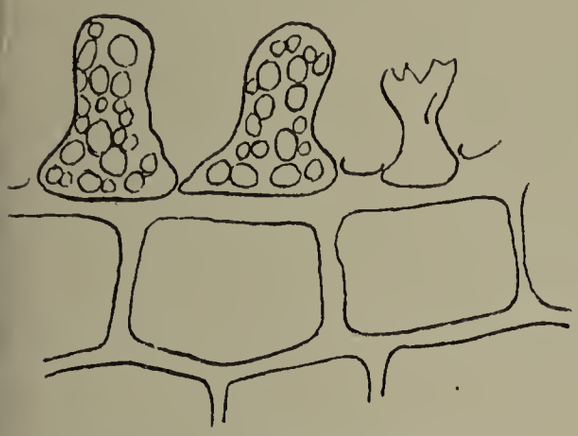


Fig. 15. Taphrina Carpini (nach Sadebeck) (600/1).

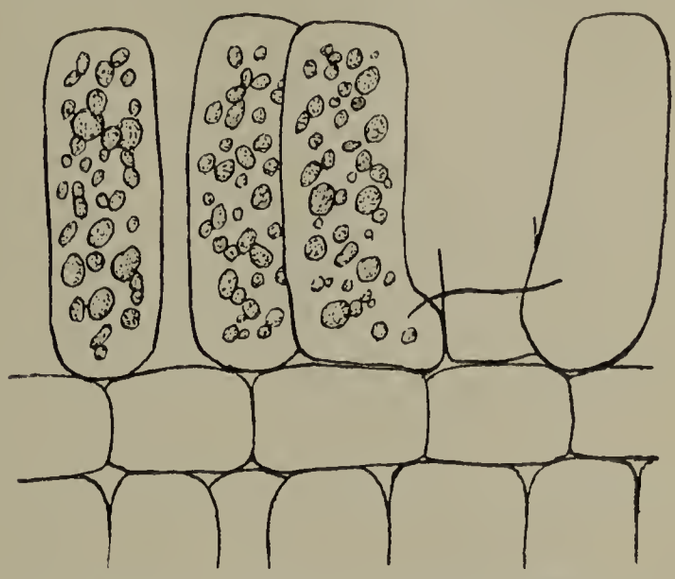


Fig. 16. Taphrina carnea (600/1).

Farlow (Fig. 37 S. 338) hinsichtlich der Form des Stieltheils der Sporenschläuche sehr nahe an. Bei der ersteren Art ist bisweilen ebenfalls der Stieltheil des Sporenschlauches breiter als das obere Ende, in der Regel ist indess hier wie bei Taphrina flava das obere und das untere Ende der Sporenschläuche gleich breit. Die Sporenschläuche von Taphrina Alni incanae (Fig. 43 S. 343) sind oft nach unten hin ein wenig verschmälert und bis zu einem Drittel ihrer Gesammtlänge zwischen die Epidermiszellen eingesenkt, so dass ein ähnliches Verhalten vorliegt, wie bei den mit Stielzelle versehenen Asken von Taphrina Tosquinetii und Taphrina Robinsoniana (Fig. 42 u. 41 S. 342). Ihren höchsten Grad erreicht die Zuschärfung und Verlängerung des Basaltheiles bei den in Figur 17 dargestellten Schläuchen von Taphrina coerulescens Tul., sowie bei Taphrina Johansonii (Fig. 48 S. 347) und Taphrina rhizophora Johans. (Fig. 40 S. 348), von denen besonders die erstgenannte Art in Bezug auf die Form des Basaltheiles der Sporenschläuche an die Ausbildung der Stielzellen bei Taphrina turgida Sadeb. erinnert.

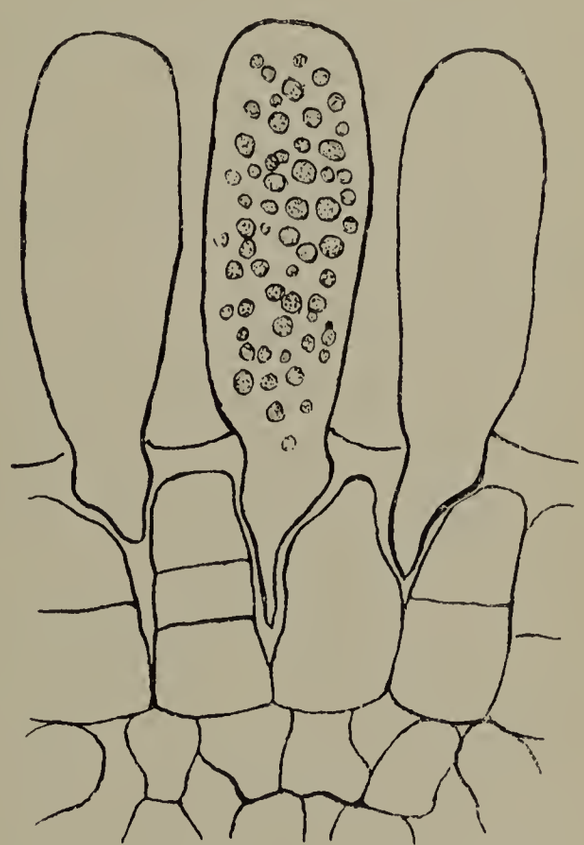


Fig. 17. Taphrina coerulescens (600/1).

So sehen wir Zug um Zug bei den Formen mit stiellosen Asken im Stieltheil der Schläuche dieselben Formverhältnisse auftreten, welche sich bei den Stielzellen anderer nahe verwandter Arten vorfinden.

VII.

Wir können nunmehr, wenn wir zunächst von dem Vorhandensein oder Fehlen der Querwand zwischen Askus und Stielzelle absehen, in dem Entwickelungsgang der den Askus tragenden Hyphenzelle bei den Arten des Betulae-Typus drei Phasen unterscheiden, welche durch sanft abgestufte Uebergänge verbunden sind.

Erste Phase: die den Askus tragende Hyphenzelle ist als solche äusserlich vom Askus deutlich abgegrenzt. Ihr Wachsthum entwickelt sich hauptsächlich in der Richtung, in welcher die Hyphe, der sie angehört, ausgebreitet ist, also senkrecht zur Längsrichtung des als Seitenzweig an ihr entstehenden Askus. Ihr Durchmesser in dieser Richtung ist daher grösser als die Breite des Askus.

Zweite Phase: das Wachsthum der den Askus tragenden Hyphenzelle ist im Verhältniss zur Grösse des Askus gering. Der Askus nimmt mit seiner Breite ihre ganze Fläche ein, so dass die Hyphenzelle äusserlich gar nicht oder nur unwesentlich von dem Askus abgegrenzt ist.

Dritte Phase: die den Askus tragende Hyphenzelle entwickelt sich hauptsächlich senkrecht zu der Fläche, in welcher die Hyphe, der sie angehört, ausgebreitet ist, also in der Längsrichtung des Askus, und dringt wie ein haustorienartiger Anhang des Askus in das Gewebe der Wirthspflanze ein.

Jede der Phasen wird durch eine Anzahl von jetzt lebenden Arten repräsentirt. In jeder der so gebildeten Gruppen sehen wir neben Formen mit gestielten Asken solche, bei denen die Querwand zwischen Stielzelle und Askus nicht mehr ausgebildet wird. Wir sehen also in dem Fortschreiten von den querbreiten Stielzellen zu den rhizoidartig verlängerten einerseits und in dem Uebergang von gestielten Asken durch Unterdrückung der Querwand zu stiellosen andererseits zwei Entwickelungstendenzen zum Ausdruck kommen, welche unabhängig voneinander nebeneinander hergehen. Als Formen, welche der Urform am nächsten stehen, müssen wir diejenigen Arten betrachten, bei denen, wie bei Taphrina Celtis, noch keine der beiden Tendenzen sich geltend macht; am weitesten entfernt von der Urform stehen diejenigen Arten, deren stiellose Schläuche am untern Ende in eine rhizoidartige Verlängerung auslaufen, wie das

bei Taphrina Alni incanae Magn., Taphrina rhizophora Johans. und Taphrina Johansoni Sadeb. der Fall ist. Diese letztgenannten Arten erweisen sich auch in sofern als jüngste Bildungen, als sie hinsichtlich der Auswahl des Substrates wählerischer sind als alle übrigen Arten des Typus; sie sind in ihrem Vorkommen auf die Carpellblätter der von ihnen bewohnten Bäume beschränkt.

Der Umstand, dass wir in den verschiedenen Gruppen neben gestielten Asken stiellose antreffen, beweist uns, dass der entwickelungsgeschichtliche Vorgang, welcher zur Unterdrückung der Querwand führte, nicht nur ein einziges Mal sich vollzogen hat, sondern in verschiedenen Nachkommenreihen der Urform unabhängig aufgetreten ist. Wir dürfen also in dem Vorhandensein oder Fehlen der Querwand nicht ein Merkmal näherer oder entfernterer Verwandtschaft erblicken. Auch die drei Gruppen, in welche sich bei Berücksichtigung der morphologischen Phasen die Arten ordnen, dürfen nicht etwa als besondere Verwandtschaftsgruppen innerhalb des Typus angesehen werden. Der Entwickelungsfortschritt von querbreiten Stielzellen zu rhizoidartigen kann sich ja auch bei nahe verwandten Nachkommenreihen ungleichzeitig, bei ferner stehenden gleichzeitig vollzogen haben.

Das positive Ergebniss unserer Untersuchung darf vorerst nur in der Constatirung der Thatsache gefunden werden, dass alle jetzt lebenden Arten ihrer Form nach durch Uebergänge verbunden sind mit den dem Urtypus am nächsten stehenden Formen, bei denen der Askus als seitlicher Ast an einer Hyphenzelle entspringt. Durch die Uebergangsformen ist dabei der Weg bezeichnet, auf welchem die von dem Urtypus am weitesten entfernten Arten im Laufe der phylogenetischen Entwickelung ihre gegenwärtige Ausgestaltung erlangt haben. Wir können daher das Resultat auch in folgender Weise ausdrücken: die Arten, deren Sporenschläuche, wie bei Taphrina Alni incana Magn., Taphrina rhizophora Johans. u. a. m., ungestielt und unten rhizoidartig verlängert sind, entfernen sich in ihrer morphologischen Ausbildung am weitesten von dem Urtypus, von dem wir alle parasitischen Exoasceen ableiten müssen. Mit der Sicherheit, die überhaupt bei inductiven Schlüssen möglich ist, können wir behaupten, dass die Sporenschläuche dieser Arten in früherer Entwickelungsepoche durch eine Querwand in Askus und Stielzelle getrennt waren, dass die Stielzelle ehemals als ein Glied der subcuticular verbreiteten Hyphe ihre Hauptlängenentwickelung senkrecht zur gegenwärtigen in der Fläche der Hyphenausbreitung besass, und dass der Askus als Seitenast aus der Hyphenzelle hervorsprosste.

VIII.

Ausgehend von dem Gedanken, dass in der Gestaltung der von äusseren Einwirkungen am wenigsten beeinflussten Fortpflanzungsorgane die Anzeichen gemeinsamer Abstammung am ehesten und am längsten erhalten geblieben sein müssen, haben wir bei unseren Erörterungen bisher nur die Morphologie der Asken und der sie tragenden Zelle ins Auge gefasst. Es wird nicht überflüssig sein, nunmehr auch die vegetativen Organe mit in den Bereich der Untersuchung zu ziehen, um zu zeigen, welche Verschiedenheit in der Ausgestaltung dieser Theile und in ihrer Beziehung zu den Fortpflanzungsorganen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung bei den Arten der besprochenen Pilzgruppe sich herausgebildet haben und um zu untersuchen, ob die verschiedenen Ausbildungsweisen etwa auch als die aufeinander folgenden Phasen einer einheitlichen Entwickelungsreihe angesehen werden können. Wenn wir zunächst nur die vorliegenden Thatsachen constatiren, so ergibt sich, dass bei den Arten des Betulae-Stammes drei verschiedene Ausbildungsweisen des Mycels zu beobachten sind. Einen einfachsten Fall stellte auch in dieser Beziehung Taphrina Celtis und Taphrina Ulmi dar. Das vegetative Mycel besteht aus verästelten Fäden, welche sich unter der Cuticula des Blattes ausbreiten. Die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane beginnt damit, dass einzelne Zellen der Hyphen, besonders die Endzellen der Aeste, aber auch zahlreiche im Verbande nebeneinander liegende Zellen der Fäden anschwellen und einen körnerreichen Plasmainhalt gewinnen. Die in solcher Weise vor den unverändert bleibenden Zellen des Mycels ausgezeichneten Zellen geben später den Sporenschläuchen den Ursprung; wir können sie also als askogene Zellen bezeichnen. Die askogenen Zellen sind hier über das ganze Mycel vertheilt, meist liegen mehrere zu Gruppen vereinigt, gelegentlich sind steril bleibende Fadenstücke zwischen ihnen eingeschaltet. Es liegt also ein ähnlicher Fall vor wie etwa bei gewissen Hypochnus-Arten, bei denen direct an beliebigen Zellen des Mycels die Basidien einzeln hervorsprossen. Das gleiche Verhältniss ist auch bei Taphrina aurea vorhanden (vgl. Fig. 18), dessen Entwickelungsgeschichte Sadebeck beschrieben [1]) und durch Figuren erläutert hat. Taphrina Sadebeckii repräsentirt einen anderen Typus. Auch hier breitet sich das Mycel zunächst unter der Cuticula des Blattes in verästelten Fäden aus. Durch stärkeres Wachsthum und Anhäufung körnigen

1) Sadebeck, Die parasitischen Exoasceen Taf. III Fig. 9.

Protoplasmas treten bald die Endzellen kurzer Aeste und einzelne Zellen der Fäden auffällig hervor. Diese Zellen werden aber nicht wie bei Taphrina Ulmi direct zu askogenen Zellen, sondern sie theilen

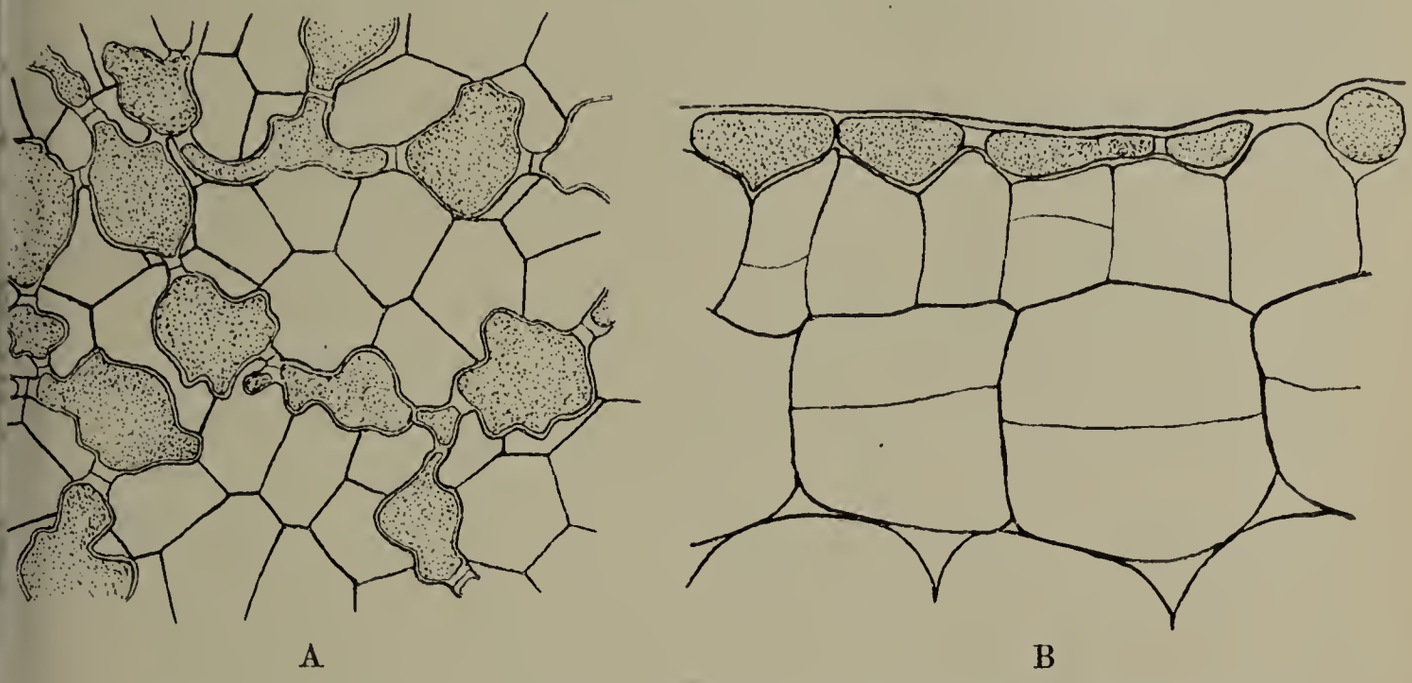


Fig. 18. Ausbreitung des Mycels von Taphrina aurea im Pappelblatt. A von oben, B im Querschnitt (600/1).

sich nach weiterem Wachsthum in eine Gruppe dichtgedrängt liegender Zellen, deren jede einen Askus erzeugt. Die durch die Differenzirung aus dem Hyphenverbande ausgegliederten fertilen Zellen stellen also Mutterzellen dar, welche sich ohne sterilen Rest in eine Gruppe von askogenen Zellen auftheilen. Aus jeder Mutterzelle geht gewissermaassen ein kleines Partialhymenium hervor. Gleiches Verhalten zeigen eine ganze Anzahl von denjenigen Arten, deren einjähriges Mycel sich unter der Cuticula der Wirthspflanze ausbreitet. Aber auch unter den Formen mit intercellularem Hyphenverlauf haben wir in der schon oben besprochenen Taphrina flava Farlow ein typisches Beispiel. Von dem im Innern des Blattes vegetirenden Mycel des Pilzes steigen einzelne Aeste zwischen den Epidermiszellen bis unter die Cuticula empor. Ihre Endzelle wird, wie wir sehen, zur Mutterzelle einer kleinen Gruppe von askogenen Zellen.

Ausser für Taphrina flava wird nur noch für eine einzige Art des Betulae-Stammes ein intercellularer Mycelverlauf angegeben, nämlich für Taphrina nana. Johanson's Veröffentlichungen über den Pilz berücksichtigen die Einzelheiten in der Ausbildung der fertilen Hyphen nicht. An trockenem Material konnte ich constatiren, dass von dem intercellular im Blattinnern ausgebreiteten vegetativen Mycel einzelne Aeste zwischen den Epidermiszellen des Birkenblattes bis unter die

Cuticula empordringen. Die Endzelle dieser Aeste stellt die Mutterzelle dar, welche sich subcuticular reichlich verzweigt und in eine grössere Anzahl dichtgedrängt stehender askogener Zellen zertheilt. Die aufsteigenden Myceläste sind auch in Präparaten mit reifen Asken noch erhalten und man kann an günstigen Schnitten mit Sicherheit constatiren, dass sie mit einer Stielzelle direct in Verbindung stehen wie das in Figur 19 bei a dargestellt ist. Wir haben also bei dieser Art genau das gleiche Verhalten wie bei Taphrina flava. Nur sind die kleinen Asken hier durch eine Querwand von der Stielzelle abgetrennt und die askogenen Zellen, welche aus dem Verzweigungssystem einer Mutterzelle entstehen, sind in der Regel viel zahlreicher als bei Taphrina flava.

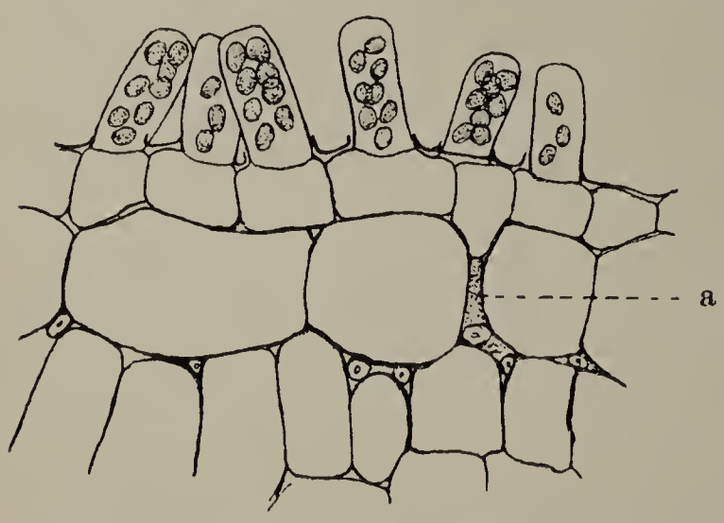


Fig. 19. Taphrina nana. Reife Asken. Bei a ein aufsteigender Ast des vegetativen Mycels (600/1).

Eine dritte Ausbildungsweise des Mycels können wir bei den subcuticular perennirenden Arten erkennen. Als Beispiel möge Taphrina Tosquinetii dienen, deren Entwickelung von Sadebeck[1]) studirt und beschrieben worden ist. Das Mycel dieses Pilzes überwintert in den Knospen, in deren Theilen es subcuticular ausgebreitet ist. Im Frühling beginnt mit dem Wachsthum der Knospen auch die Weiterentwickelung des Parasiten. Das Pilzmycel breitet sich in den Achsentheilen des Wirthes aus und sendet Seitenäste in die sich entwickelnden Blätter hinein. An den in den Sprossachsen und in den Blattstielen verlaufenden Mycelfäden ist eine Ausbildung askogener Zellen nicht zu beobachten. Der Theil des Mycels aber, welcher sich in mannigfachen Verästelungen netzartig in der Blattspreite ausbreitet, löst sich frühzeitig von rückwärts her anfangend in askogene Zellen auf oder in Mutterzellen, welche nach weiterem Wachsthum sich in askogene Zellen zertheilen. Es ist also eine scharfe Differenzirung des Mycels in einem sterilen und in einem fertilen Abschnitt ausgesprochen; nicht an jedem beliebigen Mycelast können askogene Zellen oder Mutterzellen solcher hervorgehen, sondern die Bildung der Fortpflanzungsorgane ist ausschliesslich auf die in den Blättern verlaufenden Myceltheile beschränkt, und in ihnen ist jede Zelle in gleicher Weise zur Erzeugung der askogenen Zellen befähigt.

1) Sadebeck, Die parasitischen Exoasceen p. 16 f.

Ein principieller Unterschied ist zwischen der hier geschilderten Ausbildungsweise des Mycels und den früher besprochenen nicht vorhanden. Auch bei Taphrina Sadebeckii ist ja die Ausbildung der askogenen Zellen auf einzelne Zellen oder Zellgruppen des Gesammtmycels beschränkt, nur liegen diese fertilen Theile im ganzen Mycel unregelmässig mit sterilen Elementen untermischt, während bei Taphrina Tosquinetii die Lagerung der sterilen und fertilen Myceltheile in einem bestimmten Verhältniss zum Bau der Wirthspflanze steht und durch die Anordnung ihrer Theile in besonderer Weise geregelt wird. Der durch die Verwandtschaft der Arten geforderten Annahme, dass auch die verschiedenen Weisen der Mycelbildung im Gange der phylogenetischen Entwickelung auseinander oder doch aus gemeinsamen Ursprung hervorgegangen sind, steht also nichts im Wege.

Schwierig ist es die Frage zu entscheiden, welche der geschilderten Bildungsweisen des Mycels den primitiveren Typus darstellt. Wir sehen, dass die Mycelbildung offenbar in Beziehung steht zu den Einrichtungen, welche zur Erhaltung der Arten während der Ruhezeit zwischen zwei Vegetationsperioden dienen. Wenn wir als Ausgangspunkt Formen ansehen, deren durch Sporenkeimung entstandenes Mycel in der Pflanze sich subcuticular oder intercellular verbreitete und an einzelnen beliebigen oder durch ihre Lage zur Oberfläche der Wirthspflanze definirte Zellen Sporenschläuche erzeugt, deren reife Sporen während der vegetationslosen Zeit eine Ruhepause durchmachten, so hat sich eine Weiterentwickelung der Mycelbildung offenbar nach zwei verschiedenen Richtungen hin bemerkbar gemacht. Einerseits sind Formen entstanden, deren vegetatives Mycel wie bei Taphrina Tosquinetii und Taphrina nana auf die Achsenorgane der Wirthspflanze übergehend direct zu überwintern vermochte, und andererseits ist eine äusserste Reduction der Mycelbildung eingetreten, wie bei Taphrina aurea und andern, deren Ueberwinterung in einer sehr eigenthümlichen Weise dadurch bewirkt wird, dass aus den reifen Askosporen frühzeitig eine Sprosshefe hervorgeht, welche oberflächlich in den Achselknospen der Wirthspflanze, in Sekreten oder Saftflüssen oder auch in der Bodenfeuchtigkeit vegetirt und auch durch längere Trockenheit und durch die Winterkälte nicht abgetödtet wird.

IX.

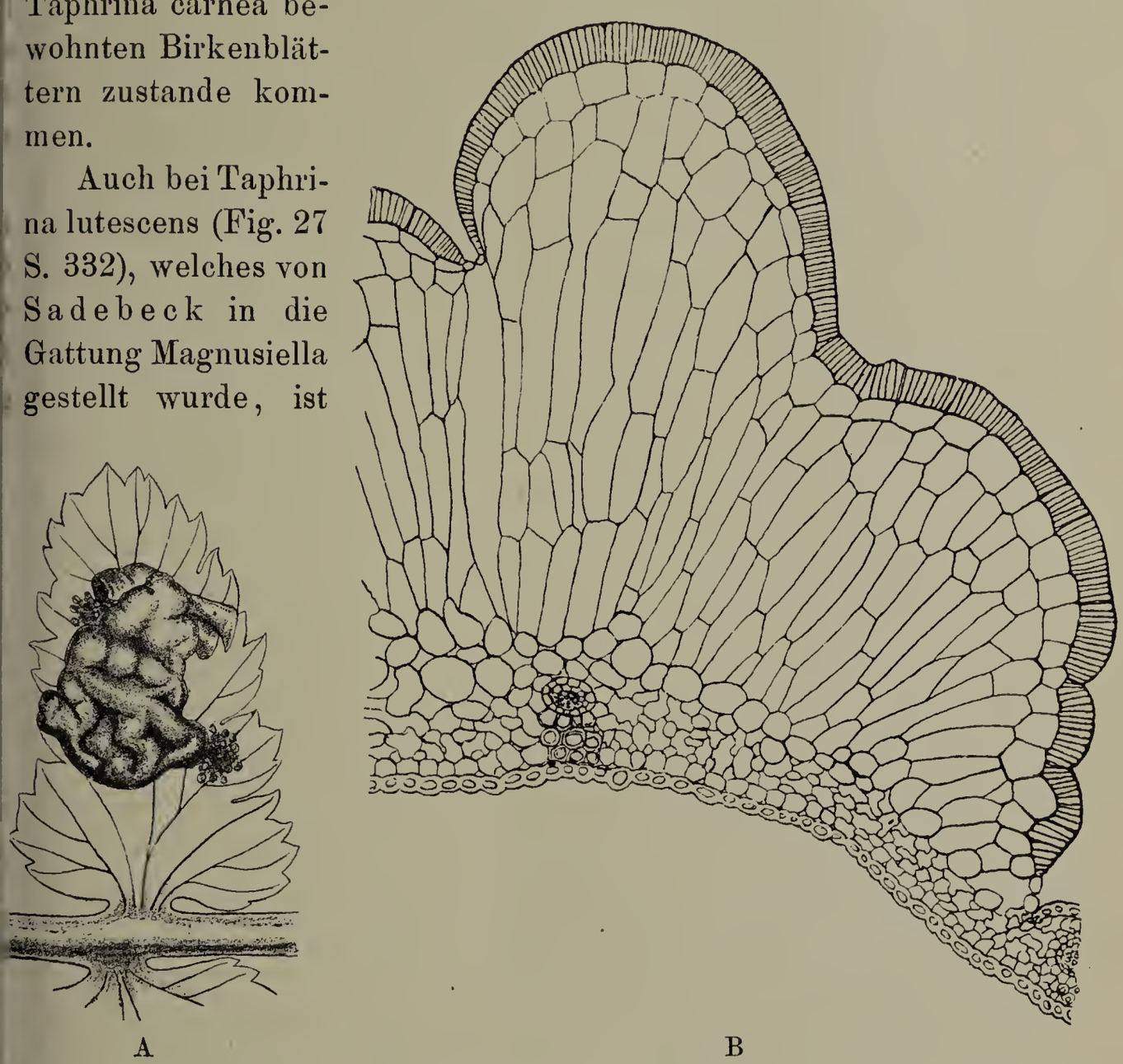
Die Untersuchung der zahlreichen Arten des Betulae-Stammes hat uns gezeigt, dass die Ausbildung morphologischer Unterschiede an den Fortpflanzungsorganen bei allen Arten im Laufe der phylogene-

tischen Entwickelung in einheitlicher Richtung vor sich gegangen ist, dass in den von den jetzt lebenden Arten dargebotenen Formverhältnissen nur verschiedene Phasen desselben Entwickelungsganges vorliegen. Der Betulae-Stamm umfasst, wie wir gesehen haben, verschiedene Artreihen, welche, frühzeitig voneinander getrennt, eine selbständige Entwickelung eingeschlagen haben. Sehr auffällig muss nun die Thatsache erscheinen, dass trotzdem in den verschiedenen Artreihen dieselben Entwickelungsfortschritte sich nachweisen lassen. Wir finden Arten mit querbreiter Stielzelle neben solchen mit langgestreckter Stielzelle sowohl bei den auf Betula wohnenden Arten, als bei denen auf Alnus; gestielte Asken kommen neben ungestielten in mehreren Artreihen vor. Wir können daher den Schluss nicht von der Hand weisen, dass der Fortschritt von einer Phase morphologischer Ausbildung zur nächst höheren ebenso wie der Fortschritt von gestielten zu stiellosen Asken in den verschiedenen Nachkommenreihen mehrmals und unabhängig voneinander sich vollzogen hat. Bestätigung gewinnt dieser Schluss, wenn wir nunmehr auch die morphologischen Verhältnisse der drei übrigen Stämme uns vergegenwärtigen; auch dort treten verschiedene Phasen der einheitlichen Entwickelungsreihe nebeneinander auf.

Von den vier Arten, welche bis jetzt als Vertreter des Filicina-Stammes bekannt geworden sind, besitzen zwei, nämlich Taphrina Cornu cervi (Fig. 24 S. 330) und Taphrina Laurencia (Fig. 26 S. 332) gestielte Asken. Die Stielzellen sind bei der ersteren Art nicht oder wenig breiter als der Askus, ohne indess ein irgendwie beträchliches, Höhenwachsthum zu bethätigen. Bei Taphrina Laurencia verlängern sich die Stielzellen, so dass sie an den ausgewachsenen Asken gewöhnlich mehrmals höher als breit sind. Von den beiden Arten, deren Sporenschläuche ohne Stielzelle sind, ist Taphrina filicina durch eine Arbeit Johanson's bekannt geworden. Das Untersuchungsmaterial des Autors stammt aus Dalecarlien; ein weiterer Standort des Pilzes war bisher nicht bekannt. Im Jahre 1892 hat Dr. Baldacci in Albanien ein Aspidium spinulosum gesammelt, welches, wie ich an dem im Münchener Kryptogamenherbar vorhandenen Exemplar constatiren konnte, gleichfalls von Taphrina filicina befallen ist. Der Pilz erzeugt an den Blättern des Farns dicke Gallen (Fig. 20 A S. 311), welche hauptsächlich, wie der Querschnitt in Figur 20 B S. 311 zeigt, aus einer Wucherung der Epidermiszellen hervorgehen, und welche an ihrer Oberseite mit einem dichten Lager von askogenen Zellen bedeckt sind. Es schien mir wichtig, diese Dinge hier zu erwähnen,

weil nach der Darstellung Johanson's und Sadebeck's der Leser leicht die Vorstellung gewinnen könnte, als ob der Pilz nur blasige Auftreibungen der Blätter verursachte, wie sie etwa bei den von Taphrina carnea bewohnten Birkenblättern zustande kommen.

Auch bei Taphrina lutescens (Fig. 27 S. 332), welches von Sadebeck in die Gattung Magnusiella gestellt wurde, ist



A B

Fig. 20. A Fiederchen von Aspidium spinulosum mit einer durch Taphrina filicina erzeugten Galle. B Querschnitt durch eine Galle (schwach vergrössert).

gleichfalls die Stielzelle nicht durch eine Querwand von dem Askus abgetrennt. Hinsichtlich der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane unterscheidet sich dieser Pilz von den übrigen hauptsächlich dadurch, dass die Endzellen einzelner zwischen den Epidermiszellen aufsteigender Myceläste direct zu askogenen Zellen und in der Folge zu Sporenschläuchen werden. Wir haben schon früher gesehen, dass ein solches Verhalten durch Verarmung der Partialhymenien zu erklären und durch Uebergangsformen, wie sie von Taphrina flava dargeboten werden, mit dem Verhalten der Arten verbunden ist, deren aufsteigende Myceläste unter der Cuticula zu reichverzweigten fertilen Hyphen werden.

Der Pruni-Stamm ist bedeutend artenreicher als der soeben besprochene Filicina-Stamm; er umfasst 16 Arten. Indessen ist die Mannigfaltigkeit der Formbildung in diesem Kreise nicht so gross wie bei den vier Arten des Filicina-Stammes. Wir können zunächst auch hier nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Querwand zwischen Stielzelle und Askus zwei Gruppen unterscheiden. Während aber in den beiden bisher besprochenen Stämmen die Zahl der Arten mit gestielten Schläuchen annähernd gleich war, sind unter den Arten des Pruni-Stammes nur bei einer einzigen, nämlich Taphrina Potentillae Farlow, die Sporenschläuche als stiellos zu bezeichnen, bei allen übrigen ist die Scheidewand am reifen Askus immer vorhanden. Freilich lassen sich Erscheinungen wahrnehmen, welche darauf schliessen lassen, dass auch hier bei einzelnen Arten die Scheidewand zwischen Stiel und Askus keine wichtige Rolle mehr spielt, dass sie gewissermaassen nur als ein Ueberbleibsel, als eine „Reminiscenz" einer früher mehr hervortretenden morphologischen Gliederung zur Ausbildung kommt. So tritt z. B. bei Taphrina deformans Tul. die Scheidewand erst auf, wenn schon die Anlage der Askosporen im obern Theil des Schlauches beendet ist. Bei Taphrina longipes tritt nach Atkinson's ausdrücklicher Angabe die Wand häufig gar nicht an der Stelle auf, an welcher der Askus aus der askogenen Zelle hervorgesprosst ist, sondern unterhalb derselben, in dem durch das secundäre verticale Längenwachsthum der Stielzelle entstandenen Schlauch. Zeitliche und räumliche Verschiebung der Anlage sind ja auch sonst im Pflanzenreiche ein Merkmal functionslos gewordener und desshalb in der Rückbildung begriffener Organe.

Immerhin bleibt trotz dieser Anzeichen der morphologische Unterschied zwischen der Taphrina Potentillae und den übrigen Arten des Stammes so bedeutend, dass wir hier wohl nicht ohne Weiteres die Ableitung der differenten Formverhältnisse von gemeinsamem Ausgang wagen würden, wenn wir nicht im Betulae- und Filicina-Stamm eine die Lücke ausfüllende Reihe von Entwickelungsphasen kennen gelernt hätten. Taphrina Potentillae geht wie Taphrina lutescens noch einen Schritt über das von Taphrina flava vertretene Entwickelungsstadium hinaus, indem die Zelle des aufsteigenden Mycelastes nicht zur Mutterzelle mehrerer askogener Zellen, sondern direct zur askogenen Zelle und in der Folge zum Sporenschlauch wird.

Die Form der Stielzelle ist in dem Pruni-Stamme weniger wechselvoll als bei den Arten des Betulae-Stammes. Wir finden keine Arten, bei denen die Stielzelle, wie bei Taphrina Ulmi, durch ihre Querbreite noch

als Glied einer fadenförmigen Hyphe erkennbar ist. Wir können also annehmen, dass sich der Fortschritt von der querbreiten Hyphenzelle, welche den Askus als Seitenzweig trägt, zu der gleichbreiten Stielzelle schon an der Urform des Pruni-Stammes vollzogen hatte — oder aber, dass die Fortentwickelung in Bezug auf die Ausbildung der Stielzelle in allen Nachkommenreihen der Urform in der Gegenwart schon über das erste Stadium hinaus fortgeschritten ist.

Die zweite Phase in der Entwickelung der Stielzelle wird von den meisten Arten des Stammes repräsentirt. Taphrina bullata Sadeb. (Fig. 51 S. 349), Taphrina Crataegi Sadeb. (Fig. 50 S. 349), Taphrina deformans Tul. (Fig. 52 S. 350), Taphrina minor Sadeb. (Fig. 53 S. 350) und Taphrina Insititiae Johans. (Fig. 54 S. 351) zeigen niedere Stielzellen, welche die Breite des Askus nicht oder doch nur unwesentlich übertreffen. Bei Taphrina Cerasi Sadeb. (Fig. 56 S. 352), Taphrina Pruni Tul. (Fig. 57 S. 352) und Taphrina Farlowii Sadeb. (Fig. 59 S. 353) macht sich schon ein Wachsthum der Stielzelle in der Längsrichtung des Askus geltend, also ein Uebergang zu der dritten Phase der Stielzellbildung, welche bei Taphrina communis (Fig. 62 S. 355) und Taphrina Rostrupiana (Fig. 61 S. 355) und in ganz besonderer Deutlicheit bei Taphrina longipes (Fig. 63 S. 356) und Taphrina rhizipes (Fig. 64 S. 356) zu beobachten ist. Bei den letztgenannten Arten ist die Stielzelle mehrmals länger als breit und am untern Ende verschmälert. Eine Uebereinstimmung mit den in gleicher Phase stehenden Arten des Betulae-Stammes ergibt sich auch insofern, als diese Arten und die in der Entwickelung der Stielzellen sich ihnen nähernden Taphrina Pruni und Taphrina Farlowii die Carpellblätter ihrer Wirthspflanzen bewohnen.

Hinsichtlich der Ausbildung des Mycels bei den Arten des Pruni-Stammes ist zu bemerken, dass mit Ausnahme von Taphrina bullata, Taphrina Crataegi und Taphrina minor alle Arten ein intercellular ausgebreitetes Mycel besitzen. Bei Taphrina bullata werden in ähnlicher Weise, wie es früher für Taphrina Sadebeckii angegeben worden ist, bestimmte Zellen des subcuticular verbreiteten einjährigen Mycels zu Mutterzellen askogener Zellen. Taphrina Crataegi und Taphrina minor besitzen ein perennirendes Mycel, welches in den Knospen überwintert und ganz ähnlich wie bei Taphrina Tosquinetii fertile Aeste in die jungen Blätter der Wirthspflanze aussendet, deren unter der Cuticula ausgebreiteter Theil sich ganz ohne sterile Reste in askogene Zellen auflöst. Wie die letztgenannte Art, so besitzen auch alle übrigen Arten mit Ausnahme von Taphrina Potentillae ein perennirendes Mycel, welches indess entsprechend seinem intercellularen

Verlaufe in den innern Gewebepartieen der Achsen überwintert. Auch in den Blättern breitet sich das Mycel zunächst im Innern des Gewebes aus. Von dort aus aber dringen zahlreiche Hyphenäste bis unter die Cuticula vor und bilden, indem sie sich subcuticular in mannigfachen Verästelungen ausbreiten, eine Hymenialschicht aus dicht gedrängten askogenen Zellen, welche nicht von sterilen Hyphenzellen unterbrochen ist.

Die Ausbreitungsweise des Mycels und die Anlage der askogenen Zellen bei Taphrina Potentilla ist schon oben geschildert worden. Die Zellen der unter der Epidermis des Blattes hinziehenden Fäden des intercellularen Mycels wachsen fast alle zu Schläuchen aus, die sich zwischen den Epidermiszellen empor drängen. So sehen wir hier durch die Verarmung des aus dem einzelnen aufsteigenden Hyphenastes entstehenden Partialhymeniums, welche die Astzelle selber zum Schlauch werden lässt, und durch die damit parallel gehende Vermehrung der Zahl der aufsteigenden Hyphenäste gleichsam eine Verrückung der Hymenialschicht aus der ursprünglich subcuticularen in die subepidermale Lage vor sich gehen.

Für den Aesculi-Stamm sind bisher nur wenige Vertreter bekannt geworden. Im ganzen konnte ich vier Arten berücksichtigen,[1]) von denen zwei, nämlich Taphrina Aesculi (Fig. 66 S. 358) und Taphrina acericola (Fig. 68 S. 359) gestielte Asken besitzen. Die Morphologie der Stielzelle oder des derselben entsprechenden Basaltheiles der Sporenschläuche zeigt auch hier nur geringe Mannigfaltigkeit. Die beiden genannten Arten besitzen querbreite Stielzellen, auch bei den ungestielten Sporenschläuchen der Taphrina purpurascens (Fig. 67 S. 358) ist der Basaltheil deutlich verbreitert. Taphrina polyspora (Fig. 69 S. 359) hat dagegen in der Mehrzahl der Fälle cylindrische Sporenschläuche, weist also die zweite Phase in der Entwickelung des Stieltheils auf. Für die dritte Phase ist kein Beispiel vorhanden. Bezüglich der Mycelbildung sind weite Unterschiede zwischen den einzelnen Arten vorhanden. So besitzt Taphrina purpurascens ein perennirendes intercellulares Mycel, an dessen aufsteigenden Hyphen verzweigte Partialhymenien entstehen, welche zu einer lockeren subcuticularen Hymenialschicht zusammenschliessen. Taphrina acericola dagegen perennirt nicht. Im Allgemeinen bieten die Formen des Aesculi-Stammes nichts Aussergewöhnliches dar. So unvermittelt dieselben auch in dem Stamme nebeneinander zu stehen scheinen, so ist es

1) Ascomyces letifer Peck auf Acer spicatum konnte ich nicht untersuchen. Derselbe dürfte wohl hier anzuschliessen sein.

doch leicht über den Gang ihrer phylogenetischen Entwickelung eine Anschauung zu gewinnen, wenn man die analogen Formen in den artenreicheren Stämmen und ihre durch zahlreiche Uebergangsformen illustrirte Entstehungsgeschichte zum Vergleich heranzieht. Es dürfte wohl überflüssig sein, diesen Gedanken im Einzelnen näher auszuführen.

X.

Sehr lückenhaft sind zur Zeit noch unsere Kenntnisse über die geographische Verbreitung der parasitischen Exoasceen. Weite Gebiete sind gänzlich unerforscht und auch in den besser durchforschten Gegenden werden noch von Jahr zu Jahr neue Funde gemacht, wie die in den letzten Jahren erschienenen Aufzählungen von Pilzen specieller Gebiete zur Genüge darthun. Unter den zahlreichen Funden, die ich im Laufe des Sommers in den bayerischen und Tyroler Bergen machen konnte, will ich als wichtiger nur hervorheben das Vorkommen von Taphrina carnea auf Betula pubescens bei Hinterbärenbad im Kaiserthal; der Pilz war bisher nur in Skandinavien und in Schlesien beobachtet worden. Ferner fand ich bei Garmisch im Werdenfelser Landl die Magnusiella Umbelliferarum Sadeb. auf Heracleum Sphondylium, welche bisher gleichfalls nur aus zwei weitgetrennten Gebieten, Dänemark und Italien, bekannt war. Auch der oben erwähnte Nachweis des Vorkommens von Taphrina filicina in Albanien deutet darauf hin, dass das Verbreitungsgebiet selbst solcher Arten, die bisher nur ein einziges Mal gefunden worden sind, sich mit der Zeit als erheblich grösser erweisen wird, als nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse angenommen werden darf. Jetzt schon ist aber mit Sicherheit zu sagen, dass das Verbreitungsgebiet der Pilzarten sich nicht immer mit dem Verbreitungsgebiet ihrer Wirthspflanzen deckt. Die älteren Angaben über Standorte von Exoasceen sind meist desshalb von geringem Werth, weil sich nicht immer entscheiden lässt, welche von den gegenwärtig als Arten unterschiedenen Formen dem betreffenden Beobachter vorgelegen hat.

Bei dieser Lage der Sache kann eine geographische Betrachtung der Gruppen nur von allgemeinsten Gesichtspunkten ausgehen. Indessen lassen sich doch auch so einige Anhaltspunkte gewinnen, welche mir für die Stammesgeschichte der parasitischen Exoasceen nicht ganz bedeutungslos erscheinen.

Von den vier bis jetzt bekannten Arten des Filicina-Stammes ist die eine, nämlich Taphrina lutescens, bisher nur in Skandinavien beobachtet worden. Taphrina Laurencia ist nur von Ceylon bekannt. Taphrina

Cornu cervi scheint in ganz Ostindien vorzukommen und erstreckt sich über den indomalayischen Archipel nach dem nördlichen Australien und bis zu den Samoa-Inseln. Zwischen den weitgetrennten Gebieten, der skandinavischen Halbinseln und Ostindien, liefert die vierte Art, Taphrina filicina, gewissermaassen eine Verbindungsetappe, indem der Pilz, wie schon angedeutet, ausser auf der skandinavischen Halbinsel auch im südlichsten Theil Europas, auf der Balkanhalbinsel, vorkommt. Es scheint mir ziemlich sicher, dass das discontinuirliche Verbreitungsgebiet des Filicina-Stammes durch neue Funde noch wesentlich an Zusammenhang gewinnen wird. Ebenso sicher erscheint es mir, dass der Filicina-Stamm in seiner Ausbreitung nicht auf die östliche Halbkugel beschränkt ist. Ich fand im hiesigen Kryptogamenherbar auf einer in Brasilien gesammelten Mertensia einen stattlichen Hexenbesen, an welchem sich ein intercellular wachsendes Pilzmycel nachweisen liess.[1]) Obgleich an dem Exemplar keine Fortpflanzungsorgane aufzufinden waren, glaube ich doch Grund zu haben zu der Vermuthung, dass hier eine neue Taphrina, und zwar eine Art des Filicina-Stammes, vorliegt. Sofern wir überhaupt aus den wenigen über den Filicina-Stamm bekannten Thatsachen einen allgemeinen Schluss ziehen dürfen, können mir wohl sagen, dass das Hauptverbreitungsgebiet der auf Farnen lebenden Exoasceen in den Tropen und Subtropen beider Hemisphären zu suchen sei, der Zone, die auch den artenreichsten Theil des Verbreitungsgebietes der Farne darstellt. Von diesem Gebiet aus sind wenige Arten nach dem mittleren und nördlichen Europa abgezweigt, wo wir heute noch gerade diejenigen Arten vertreten finden, welche sich am weitesten von dem Urtypus entfernen, die Taphrina Filicina, welcher die Querwand zwischen Askus und Stielzelle fehlt, und Taphrina lutescens, von welcher das gleiche gilt und welche ausserdem kein subcuticulares Hymenium bildet.

Das Verbreitungsgebiet der Arten des Betulae-Stammes weist eine wesentlich andere Lage auf, wir werden, um zunächst die vorliegenden Thatsachen kennen zu lernen, am besten die Arten in Gruppen gesondert betrachten. Die Erkenntniss, dass die nähere Verwandtschaft der Wirthspflanzen auch den Verwandtschaftsgrad der Parasiten anzeigt, gestattet uns die Arten in vier Gruppen zu scheiden, nach den vier Familien nämlich, denen die hier in Betracht kommenden Arten der Julifloren angehören. Auf Ulmaceen kommen

---

1) Eine Beschreibung und Abbildung der interessanten Missbildung werde ich demnächst an anderer Stelle geben.

zwei Parasiten vor, Taphrina Ulmi und Taphrina Celtis, die beide hinsichtlich ihrer Morphologie und Entwickelungsgeschichte grosse Uebereinstimmung aufweisen. Ihre Verbreitungsgebiete decken sich aber wie diejenigen ihrer Wirthspflanzen nur theilweise. Während Taphrina Ulmi in ganz Mitteleuropa, von Italien nordwärts bis nach Skandinavien, ziemlich häufig ist, wurde Taphrina Celtis bisher nur in Norditalien und in der Schweiz beobachtet.

Die Arten des Stammes, welche auf Betulaceen leben, bilden eine zweite natürliche Gruppe. Dieselbe scheint das Centrum ihrer Verbreitung wie Taphrina Ulmi in Mitteleuropa zu besitzen. Von fünf auf Alnus-Arten lebenden Pilzen sind vier auf Mitteleuropa beschränkt; nur einer von ihnen, Taphrina Tosquinetii, ist bisher südlich der Alpen nicht gefunden worden, die übrigen sind von Italien bis nach Skandinavien hin ausgebreitet. Taphrina Robinsoniana ist in Nordamerika gefunden worden. Wir können sie als vicariirende Art für Taphrina Alni incanae ansehen; sie verursacht genau dieselben Missbildungen wie die letztgenannte Art an der gleichen Wirthspflanze. Die Grösse und der äussere Umriss der Fortpflanzungsorgane, die Form und Grösse der Sporen und das Verhalten der letzteren stimmt bei beiden Arten ziemlich überein. Während aber die Art in Mitteleuropa schon zur Unterdrückung der Querwand zwischen Askus und Stielzelle fortgeschritten ist, besitzt die nordamerikanische Art noch eine wohlabgegrenzte Stielzelle am Askus.

Bei den auf Betula-Arten lebenden Taphrinen ist die geographische Verbreitung eine etwas andere, als bei denjenigen, welche Alnus bewohnen. Das Hauptgebiet ist freilich, soweit wir nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse urtheilen können, ebenfalls Mitteleuropa, aber vorwiegend der nördliche Theil. Keine Art geht, wie es scheint, über die Alpen hinaus nach Süden. Einige der Arten sind, wie ihre Wirthspflanzen, auf boreal-alpine Standorte beschränkt, so Taphrina alpina und Taphrina nana, die beide auf Betula nana leben und bisher nur auf der skandinavischen Halbinsel gefunden worden sind. Auch Taphrina carnea ist höchst wahrscheinlich eine boreal-alpine Pflanze, wenngleich ihre Wirthspflanzen überall, auch in der Ebene, wachsen. Taphrina bacteriosperma überschreitet das Centralgebiet nach Westen hin, sie kommt ausser in Skandinavien auch in Grönland und in Nordamerika vor. Diesem letzteren Gebiet eigenthümlich ist Taphrina flava die Art, welche sich durch das intercellulare Mycel und durch die Verarmung des subcuticularen Hymeniums am weitesten von dem Typus entfernt. Wir haben also hier den

nämlichen Fall wie bei dem Filicina-Stamm, dass die Arten, welche über das Centralgebiet der Verbreitung hinauswandern, schneller eingreifende Veränderungen erfahren als die übrigen, eine Erfahrung, die übrigens in dem Verhalten der Blüthenpflanzen nicht minder deutlich hervorzutreten pflegen.

Die Taphrina-Arten der Cupuliferen bilden die dritte Gruppe. Ihr Verbreitungsbezirk erscheint gegen denjenigen der vorigen Gruppe in Mitteleuropa mehr nach Süden verschoben. Taphrina Ostryae ist nur aus Italien bekannt, Taphrina Kruchii wurde ebenfalls in Italien und ausserdem noch in Südfrankreich beobachtet. Taphrina Carpini bewohnt Mitteleuropa von den Alpen nordwärts bis Skandinavien. Taphrina coerulescens

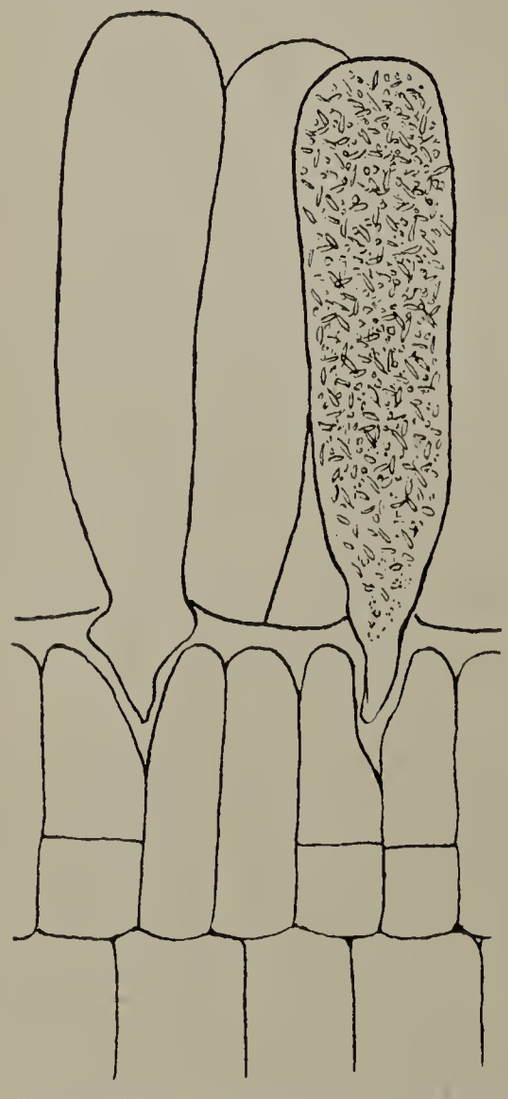


Fig. 21. Taphrina spec. auf Blättern von Quercus aquatica (Ellis & Everhart, North Amer. Fungi Ser. II N. 1888) (600/1).

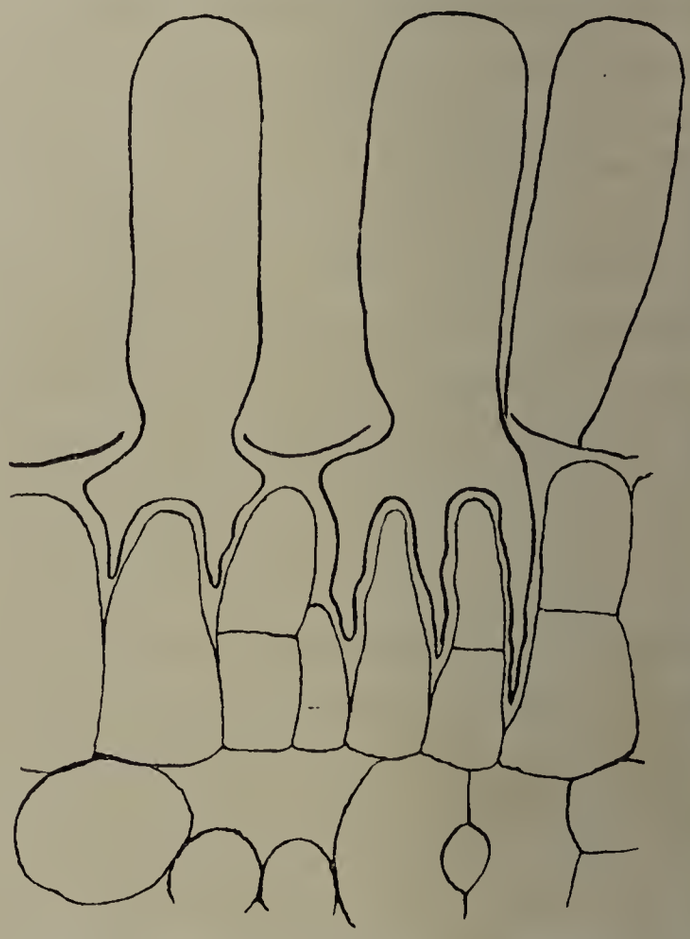


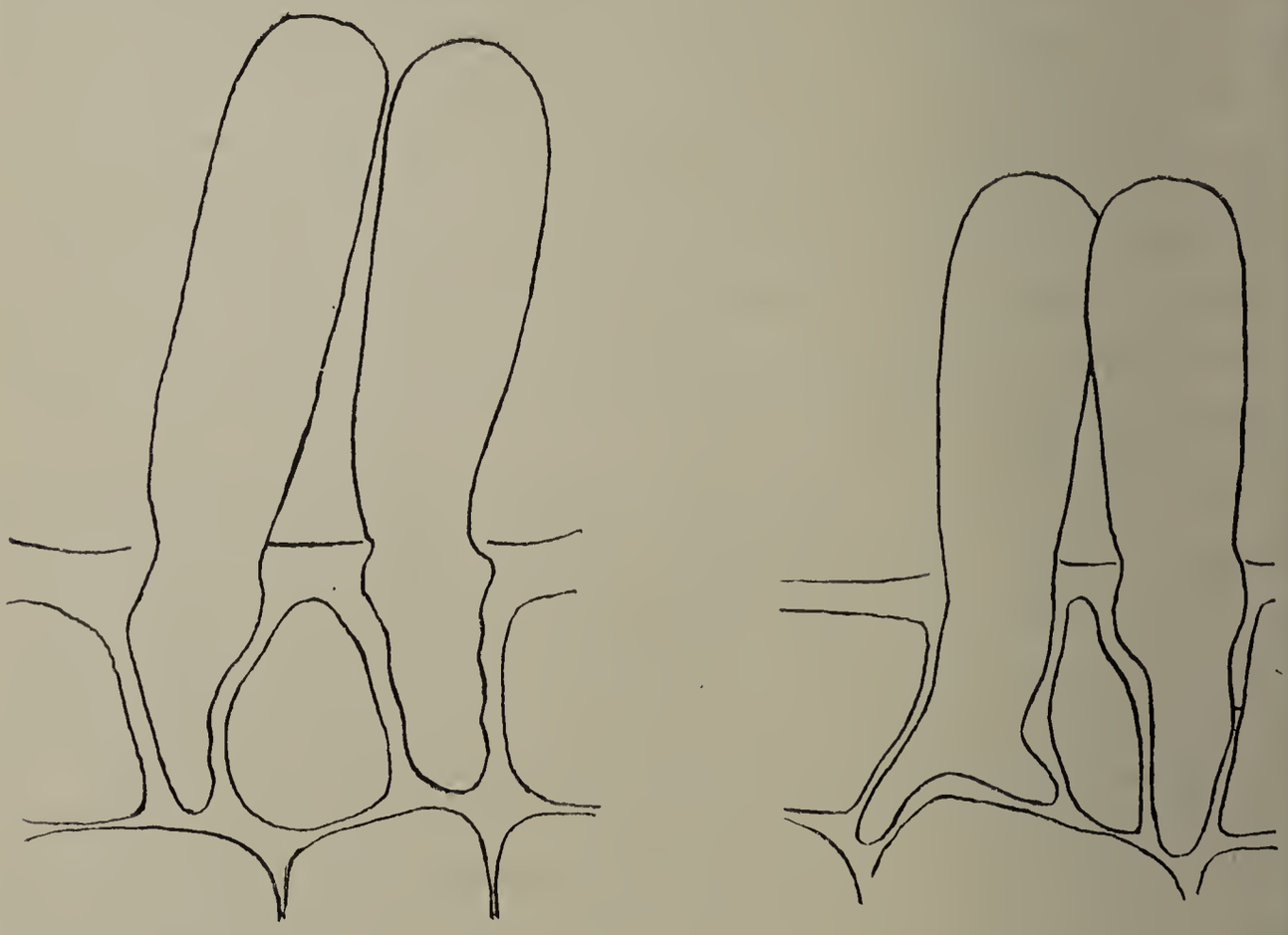
Fig. 22. Taphrina spec. auf Blättern von Quercus coccinea (Ellis & Everhart, North Amer. Fungi N. 1499) (600/1).

besitzt die weiteste Ausbreitung, sie kommt in Europa von Italien nordwärts bis nach Skandinavien vor. Ausserdem ist sie angeblich in Nordamerika auf zahlreichen Eichenarten beobachtet worden. Indessen sind die Taphrinen der nordamerikanischen Eichen noch zu wenig genau untersucht, so dass es nicht ausgeschlossen ist, dass statt der Taphrina coerulescens oder allenfalls neben derselben dort

eine oder mehrere neue Arten oder Rassen vorliegen. Sehr wahrscheinlich wird mir das durch die Beobachtungen, welche ich an einigen in dem Exsiccaten-Werk von Ellis & Everhart unter dem Namen von Ascomyces Quercus Cke. und Ascomyces coerulescens Mont. ausgegebenen Exemplaren von Taphrina machen konnte. Die Sporenschläuche dieser Pilze waren grösser als die einheimische Taphrina coerulescens und zeigten auch sonst besonders bezüglich der Ausbildung des basalen Endes Abweichungen, wie aus der Vergleichung der nach amerikanischem Material gezeichneten Figuren 21 und 22 S. 318 mit der Figur 46 S. 345, welche nach einem in Oesterreich gesammelten Exemplar im gleichen Maassstab gezeichnet wurde, ohne Weiteres hervorgeht. Die Form auf Quercus coccinea erinnert mehr an Taphrina Kruchii. Das Untersuchungsmaterial der amerikanischen Formen, welches mir zur Verfügung stand, reichte nicht aus, um die Aufstellung neuer Arten in genügender Weise zu begründen. Die Klarstellung des Verhältnisses muss desshalb späteren Arbeiten vorbehalten bleiben.

Die letzte Gruppe des Betulae-Stammes bilden die Taphrinen der Salicaceen und zwar der Gattung Populus. Wir unterscheiden hier drei Arten, Taphrina aurea, Taphrina Johansonii und Taphrina rhizophora. Alle drei kommen in Mitteleuropa vor, die letztere angeblich auch in Nordamerika. Es scheint, als ob diese Arten in einer ergiebigen Rassenbildung begriffen sind, so dass es schwer hält, die Charaktere der einzelnen Arten scharf zu umgrenzen. Taphrina aurea kommt auf Populus nigra, Populus pyramidalis und Populus monilifera vor. Es macht den Eindruck, als ob hier drei getrennte Nachkommenreihen vorliegen, die nicht mehr in einander übergeführt werden können. Obgleich Populus monilifera auch in Deutschland häufig angepflanzt wird, hat man auf ihren Blättern den Pilz, der bei uns auf Populus nigra überall verbreitet ist, bisher nur in Dänemark beobachtet. Die Gebiete des Vorkommens des Pilzes auf Populus nigra und auf Populus pyramidalis scheinen sich gleichfalls nicht zu decken, ausserdem macht Sadebeck darauf aufmerksam, dass die Sporenschläuche des Pilzes auf Populus pyramidalis schlanker sind als diejenigen auf Populus nigra und fast immer eine Stielzelle besitzen, während auf Populus nigra nur etwa die Hälfte der Sporenschläuche eine meist nur sehr kleine Stielzelle abtrennt. Wir gewinnen also den Eindruck, als ob sich auf den verschiedenen Wirthspflanzen verschiedene Rassen des Pilzes ausgebildet haben, die bei fortschreitender Differenzirung den Anfang neuer Arten darstellen.

Auch bei Taphrina Johansonii scheinen verschiedene Rassen zu existiren. Sadebeck gibt als Wirth für diese Art nur Populus tremula an, indess stehen die nordamerikanischen Formen auf den Carpellen von Populus tremuloides und Populus grandidentata sicherlich der Taphrina Johansonii näher als der Taphrina rhizophora, zu welcher sie vor der Trennung dieser beiden Arten von Farlow gestellt worden sind. In Figur 23 sind Asken des Pilzes auf Populus



a b

Fig. 23. Taphrina sp. auf Carpellen von Populus tremuloides.
a aus N. Jersey. b aus N. York (600/1).

tremuloides von zwei verschiedenen Standorten abgebildet, welche das beweisen, welche aber zugleich zeigen, dass die Grössenverhältnisse und die Ausbildung des basalen Endes bei der amerikanischen Form nicht gerade sehr genau mit der europäischen Art übereinstimmen, welche in Figur 48 S. 347 im gleichen Grössenmaassstab dargestellt ist. Vielleicht liessen sich bei eingehender Untersuchung eines ausreichenden Materials hier gleichfalls Rassenunterschiede zwischen den europäischen und den amerikanischen Formen constatiren.

Fassen wir nun alle uns über die Verbreitung des Betulae-Stammes bekannt gewordenen Thatsachen zusammen, so ergibt sich, dass als Centralgebiet der Verbreitung das nördliche Mitteleuropa anzusehen

ist. Von dort aus dringen einzelne Arten südlich bis nach Italien vor. Eine Anzahl von Arten wird in Nordamerika angetroffen. Den Weg, auf welchem die Wanderung der Arten nach diesem entlegenen Gebiet sich vollzogen hat, lehrt uns die Verbreitung der Taphrina bacteriosperma kennen, welche ausser in Skandinavien auch in Grönland und auf dem nordamerikanischen Continent gefunden wird. Da nicht anzunehmen ist, dass der Pilz über weite Meeresstrecken hin durch den Wind verbreitet werden kann, so bleibt nur die Erklärung übrig, dass die Ausbreitung der Art zugleich mit der Ausbreitung der Wirthspflanze stattgefunden hat. Im Anschluss an die Ergebnisse der pflanzengeographischen Forschungen über diesen Gegenstand werden wir also annehmen müssen, dass der Pilz, wie schon von Johanson[1]) angedeutet worden ist, mit der Wirthspflanze zugleich gegen das Ende der Eiszeit auf einer zwischen Europa und Grönland vorhandenen Landverbindung allmählich westwärts vorgedrungen sei. Denselben Weg müssen mit ihren Wirthspflanzen auch die übrigen in Amerika vorkommenden Arten des Betulae-Stammes eingeschlagen haben. Die Einwanderung in das nordamerikanische Gebiet ist also verhältnissmässig spät erfolgt. Dem entsprechend sehen wir, dass die Unterschiede, welche sich in der seither verstrichenen Zeitepoche zwischen den amerikanischen und den europäischen Arten herausgebildet haben, nur geringfügig sind. Nur in einem Falle, bei Taphrina Alni incanae und Taphrina Robinsoniana, konnten wir in dem Fehlen resp. Vorhandensein der Querwand zwischen Askus und Stielzelle einen durchgreifenden Artunterschied constatiren; bei den an Quercus- und Populus-Arten lebenden Arten beider Continente reichten dagegen die vorhandenen Unterschiede höchstens zur Constatirung verschiedener Rassen derselben Art aus. Die einzige Art des Stammes, welche dem amerikanischen Gebiete eigenthümlich ist, Taphrina flava, charakterisirt sich durch die in jeder Beziehung im ganzen Stamme am weitesten gehende Abweichung von dem Urtypus des Stammes, Fehlen der Stielzelle, Verarmung des intercellularen Hymeniums, grosse Asken, Bildung von Sprossconidien im Sporenschlauch, als eine junge Art, die sich ganz wohl erst während und seit der Zeit der Einwanderung im neuen Gebiete aus einer eingewanderten Form entwickelt haben kann; wie ja auch die Wirthspflanzen, auf denen die Art lebt, Betula populifolia und Betula papyracea, gleichfalls auf das

---

1) Johanson, Studier öfver svampslägtet Taphrina Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 13 Afd. III Nr. 4 p. 27.

atlantische Nordamerika beschränkt sind und als verhältnissmässig junge Abkömmlinge unserer europäischen Arten angesehen werden müssen.

Wenn es trotz unserer lückenhaften Kenntnisse der Artverbreitung bei den Arten des Betulae-Stammes verhältnissmässig leicht gelang, die Verbreitungsgeschichte des Stammes wenigstens in allgemeinen Zügen zu construiren, so mag das vor allen Dingen darin seinen Grund haben, dass das Centrum der Verbreitung dieses Stammes zugleich dasjenige Gebiet der Erdoberfläche ist, in welchem die parasitischen Exoasceen am besten erforscht worden sind. Bei dem Pruni-Stamme ist dieses günstige Zusammentreffen offenbar nicht vorhanden und die Aufklärung der Verbreitungswege wird noch wesentlich dadurch erschwert, ja vielleicht unmöglich gemacht, dass ein Theil der Wirthspflanzen dieses Stammes Culturgewächse sind, welche durch die Thätigkeit des Menschen weit über ihren ursprünglichen Verbreitungsbezirk hinausgeführt worden sind, wobei zugleich auch die Parasiten ihre Weiterverbreitung gefunden haben. Ueberdies ist als ein Hauptverbreitungsgebiet der Rosaceen das circumpacifische Gebiet anzusehen, aus dem bisher verschwindend wenige Angaben über das Vorkommen parasitischer Exoasceen auf Rosaceen bekannt geworden sind. Wir müssen uns desshalb darauf beschränken, die wenigen vorliegenden Thatsachen ohne weitere Discussion mitzutheilen. Von den 16 Arten des Pruni-Stammes, welche im speciellen Theil der Arbeit erwähnt sind, kommen fünf in Europa und Nordamerika gleichzeitig vor, nämlich Taphrina deformans, Taphrina Insititiae, Taphrina Cerasi, Taphrina Pruni und Taphrina Potentillae. Die vier Erstgenannten leben auf cultivirten Prunus-Arten. Die Asken von Taphrina Pruni sind in Amerika, wie Robinson[1]) ausdrücklich hervorhebt, fast durchweg schlanker als Sadebeck für die europäische Form angibt, so dass auch hier ein Rassenunterschied vorzuliegen scheint. Taphrina Potentillae bewohnt Potentilla canadensis und Potentilla silvestris, von denen die erstere in Nordamerika vorkommt, während die letztere in Europa und in Sibirien einen ausgedehnten Verbreitungsbezirk besitzt. Taphrina minor, Taphrina Rostrupiana, Taphrina Crataegi und Taphrina bullata sind, so viel sich bis jetzt beurtheilen lässt, auf Mitteleuropa beschränkt, die übrigen sieben Arten wurden in Nordamerika aufgefunden.

Die Wirthspflanzen der vier Arten, welche wir als den Aesculi-Stamm zusammengefasst haben, gehören drei verschiedenen Familien

1) Robinson, Notes on the genus Taphrina Ann. of Bot. I p. 168.

der Eucycliер, den Anacardiaceen, den Aceraceen und den Sapindaceen an. Wir können schon daraus schliessen, dass die aus diesem Stamme bekannten Arten nur ein sehr lückenhaftes Material darstellen, und dementsprechend erscheinen auch die Verbreitungsgebiete dieser Arten gänzlich zusammenhanglos fast über den ganzen Umfang der nördlichen Halbkugel zerstreut. Taphrina Aesculi kommt in Californien vor. Taphrina purpurascens ist im atlantischen Nordamerika gefunden worden. Taphrina acericola wurde bisher nur in Italien beobachtet. Taphrina polyspora ist in Südrussland, Ungarn, Ostdeutschland und Skandinavien verbreitet.

Dieser Umstand, verbunden mit der Thatsache, dass die vier Arten sehr verschiedene Entwickelungsphasen im phylogenetischen Sinne repräsentiren, macht es wahrscheinlich, dass hier die Ueberreste eines grossen weitverbreiteten Stammes vorliegen. Vielleicht werden auch neue Funde in der Zukunft mehr Licht über diesen Stamm verbreiten.

XI.

Bevor ich nun mit der systematischen Aufzählung der bis jetzt bekannten parasitischen Exoasceen, gewissermaassen der Mittheilung des lückenhaften Urkundenmaterials, beginne, auf welches sich die in den vorhergehenden Abschnitten gegebene Stammesgeschichte stützt, möchte ich noch einige allgemeine Sätze als Schlussfolgerungen aus der bisherigen Darstellung ableiten.

Alle parasitischen Exoasceen sind, wie wir gesehen haben, von einer parasitischen Urform abzuleiten, bei welcher die Asken als seitliche Auswüchse an einzelnen Zellen der Mycelfäden entstanden. Aus dieser Urform haben sich im Zusammenhang mit der phylogenetischen Entwickelung der Wirthspflanze vier (resp. fünf) besondere Stämme entwickelt. Wir sehen nun in den verschiedenen Stämmen übereinstimmende Form und Ausbildungsverhältnisse auftreten, welche der gemeinsamen Urform nicht eigen waren und also auch nicht direct von ihr vererbt worden sein können. So sind z. B. im Filicina-, im Betulae- und im Aesculi-Stamme unter den jetzt lebenden Formen neben Arten mit gestielten Asken solche, bei denen die Querwand zwischen Tragzelle und Askus nicht ausgebildet wird. Das Fehlen der Querwand kann nicht in allen Stämmen von der Urform direct ererbt sein; die Urform muss noch gestielte Asken besessen haben, da sonst alle Arten ungestielte Asken ererbt haben würden. Ferner finden wir bei dem Filicina-, dem Betulae- und dem Pruni-Stamme Arten, deren Stielzelle kein verticales Längenwachsthum zeigt, neben solchen, die

sich in der Richtung des Askus strecken; hinsichtlich der Mycelbildung sehen wir in dem Filicina- und in dem Pruni-Stamme nebeneinander Formen, deren subcuticulare Hyphentheile ein vielzelliges Hymenium bilden und solche, bei denen die zwischen den Epidermiszellen emporwachsenden Hyphenzellen direct zum Sporenschlauche werden u. a. m. In allen diesen Fällen ist die Erklärung, dass die gemeinsamen Züge in der Formbildung gemeinsam von der Urform direct ererbt seien, nicht stichhaltig. Wir kommen zu dem Schluss, dass die Formbildung im phylogenetischen Entwickelungsgange der einzelnen Stämme parallel verlaufend zu ähnlichen Formen geführt hat. Unabhängig von einander hat sich der Process der Unterdrückung der Querwand zwischen Askus und Stielzelle, der Process der Umformung der Wachsthumsrichtung der Stielzelle, der Process der Verarmung des Hymeniums in den einzelnen Stämmen abgespielt. Wir sehen also, dass der Entwickelungsgang in den einzelnen Stämmen dieselbe Richtung eingeschlagen hat, und das können wir wohl nicht anders erklären, als dadurch, dass die Tendenz zu der Entwickelung in dieser bestimmten Richtung schon in der Urform vorhanden und von ihr in gleicher Weise auf alle vier Stämme übertragen worden ist. Mit dem Ausdruck Entwickelungstendenz soll hier nichts anderes gesagt sein, als dass in der ererbten körperlichen Beschaffenheit der Nachkommen die Bedingungen gegeben sind, welche bewirken, dass unter übrigens gleichen Umständen im Laufe der Generationen ganz bestimmte morphologische Veränderungen hervortreten.

Wenn es aber erbliche Entwickelungstendenzen gibt, die in verschiedenen Reihen zu gleichen oder ähnlichen Formverhältnissen führen, so kann es nicht angängig sein, die einzelnen Formverhältnisse ohne Weiteres als Kriterium der Verwandtschaft anzuführen und danach die systematische Gruppirung vorzunehmen. Wie es falsch wäre, die Arten mit stiellosen Asken in einer Gattung den Arten mit gestielten Asken gegenüberzustellen, ebenso falsch ist es auch, die Arten mit verarmtem Hymenium zu einer Gattung zu vereinigen. Wollten wir überhaupt die parasitischen Exoasceen in verschiedene Gattungen trennen, so könnte es nur in der Weise geschehen, dass jeder der oben aufgestellten Stämme eine Gattung bildet, denn dass dort die gemeinsame Askenform ein Ausdruck gemeinsamer Abstammung ist, wird durch die Verwandtschaftsverhältnisse der Wirthspflanzen sichergestellt. Die Unterschiede, die hier von Bedeutung sind, erscheinen mir aber gegenüber den zahlreichen gemeinsamen Zügen in den Stämmen doch zu gering, als dass ich ihnen den Werth von Gattungsunterschieden ein-

räumen möchte. Ein dringendes Bedürfniss, die wenigen Arten in mehrere Gattungen zu trennen, liegt überdiess nicht vor, und schon um nicht neue Gattungsnamen in die Litteratur einführen zu müssen ziehe ich es vor, alle bisher bekannten parasitischen Exoasceen mit Ausnahme der beiden von der Betrachtung ausgeschlossenen Magnusiella-Arten in einer einzigen Gattung bei einander zu lassen, die ich als die Gattung Taphrina bezeichne. Ich schreibe nicht Taphria, obwohl oder gerade weil ich die Enstehungsgeschichte der beiden Namen sehr wohl kenne. Der Name Taphrina ist seit Alters eingebürgert und seine Verwendung erfordert die geringste Zahl von Umbenennungen. Sollte später irgend ein Revisor der Nomenclatur das Bedürfniss empfinden, zur Bereicherung der Synonymie den Namen Taphria nochmals wieder auszugraben, so muss ich ihm das Vergnügen lassen; ich werde nach wie vor Taphrina schreiben.

Eine auffällige Thatsache erfordert zum Schluss noch für kurze Zeit unsere Aufmerksamkeit. Wir haben gesehen, dass die phylogenetische Fortentwickelung der parasitischen Exoasceen ganz im Anschluss an die Fortentwickelung der Wirthspflanzen vor sich gegangen ist. Während aber die Wirthspflanzen seit dem ersten Auftreten einer parasitischen Exoascee, welches vor dem Auftreten der Angiospermen erfolgt sein muss, sich nach den verschiedensten Richtungen hin entwickelt haben und in morphologisch scharf getrennte Reihen und Ordnungen mit zahlreichen unterschiedlichen Familien, Gattungen und Arten gespalten worden sind, sehen wir bei allen überlebenden parasitischen Exoasceen Entwickelung und morphologische Gestaltung so ähnlich verlaufen, dass wir nicht umhin können, alle Formen als Glieder einer einzigen Gattung anzusehen. Dieser merkwürdige Umstand mag zum Theil seine Erklärung darin finden, dass ein complexer, aus vielen Elementarorganen aufgebauter, hoch gegliederter Organismus nothwendig leichter und schneller variiren muss, als ein einfacher, aus wenigen gleichartigen Zellen bestehender Organismus. Ferner war durch die im Laufe der geologischen Umwandlung der Erdoberfläche gegebenen Veränderungen der äusseren Verhältnisse und durch die im Zusammenhang damit sich vollziehenden Wanderungen der höheren Pflanzen ein Anstoss zu stetiger Formveränderung gegeben. Für die Parasiten dagegen blieben aller Orten dieselben Verhältnisse bestehen. Kampf ums Dasein, Zuchtwahl und Bastardirung spielen in ihrer Phylogenese keine Rolle. Höchstens können eingreifende anatomische Veränderungen im Blattbau ihrer Wirthspflanzen, Veränderungen in der chemischen Beschaffenheit des Zellinhaltes, aus

dem sie ihre Nahrung bezogen, und zeitliche Verschiebung der Entwickelung und Lebensdauer der Blätter als Entwickelungsreize wirksam geworden sein. Im Allgemeinen aber müssen wir den Anstoss zur Weiterentwickelung bei ihnen in langsam und continuirlich wirkenden innern Ursachen suchen. Endlich lässt sich die Erscheinung noch dadurch erklären, dass in den Taphrina-Arten nur ein Theil der Nachkommen jener Urform vorliegt, und zwar gerade derjenige Theil, der die geringsten Aenderungen erfahren hat. Wie also die jetztlebenden Farne der gemeinsamen Urform der Wirthspflanzen, welche die erste parasitische Exoascee trug, in ihrer Morphologie näher stehen, als die Angiospermen, so sind auch die Taphrina-Arten nur diejenigen Nachkommen, welche der Urform ebenso in der Lebensweise wie in der Gestalt am ähnlichsten geblieben sind. Und wie unter den jetzt lebenden Farnen in dem Auftreten heterosporer Formen mit rudimentärer Prothalliumbildung die Richtung angedeutet ist, in welcher die phylogenetische Entwickelung über den Kreis der Farne hinaus zur Ausbildung der Gymnospermen und Angiospermen fortgeschritten ist, ebenso können wir durch die Verfolgung der Richtungen, welche die phylogenetische Entwickelung innerhalb der Gattung Taphrina erkennen lässt, einen Hinweis dafür gewinnen, wo die übrigen Nachkommen der gemeinsamen Urform zu finden sind.

Wir haben früher das Vorhandensein zweier Richtungen constatirt. Von Formen ausgehend, die alljährlich aus der Sporenkeimung ein verzweigtes Mycel in den Blättern der Wirthspflanze erzeugen, an dessen Zellen die Fortpflanzungsorgane hervorsprossen, hat die Entwickelung einerseits zu solchen Arten geführt, deren Mycel in die Sprosstheile hinübergeht und dort lebend überwintert; andererseits sind Arten entstanden, bei denen die Mycelbildung mehr und mehr reducirt wurde. Nach kurzer Entwickelung zerfällt das subcuticulare Mycel in einzelne Zellen, die alle oder grösstentheils zu einem Sporenschlauch auswachsen. Während der grösseren Zeit der Vegetationsperiode wird das Leben des Pilzes durch die Conidiensprossung der Askosporen fortgeführt.

Mit der innigeren Verwachsung des Mycels mit den Organen der Wirthspflanze nimmt auch die Schädigung zu, die der Pilz dem Wirthe zufügt. Ein Entwickelungsfortschritt in dieser ersteren Richtung müsste also endlich zu Formen geführt haben, welche durch ihre Wucherung den Wirth tödten und damit zugleich sich selber die Existenzbedingungen zerstören, es sei denn, dass ihre Organisation ihnen den Uebergang zu saprophytischer Lebensweise ermöglichte. Auch die zweite Entwicke-

lungsrichtung deutet auf einen Uebergang von parasitischer zu saprophytischer Lebensweise hin. Schon unter den jetztlebenden Taphrinen sind einige, bei denen die Entwickelung des parasitisch lebenden Mycels und der Asken nur eine kurze Zeit in Anspruch nimmt, während der Pilz durch die ganze übrige Zeit der Vegetationsperiode in einem saprophytischen hefeartigen Stadium verharrt. Schreitet die Entwickelung in der angegebenen Richtung fort, so muss die Mycelbildung immer mehr verkürzt und rudimentär werden, während das Hefestadium an Bedeutung und Dauer gewinnt, bis endlich das parasitische Stadium ganz übersprungen wird, sei es, dass der Pilz wie Endomyces sein Gedeihen findet im Saftfluss der Bäume, auf deren Blättern seine Vorfahren als Parasiten lebten, sei es, dass er für diesen Abschnitt seiner Entwickelung wie gewisse Saccharomycesarten den zuckerhaltigen Saft der reifen Früchte der Wirthspflanzen als Nährsubstrat aufsucht.

Nachtrag.

Nachdem der vorstehende Theil meiner Arbeit gänzlich abgeschlossen und druckfertig gemacht war, erschien in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft eine Arbeit von Sadebeck unter dem Titel: Einige neue Beobachtungen und kritische Bemerkungen über die Exoasceen. Da die sorgfältige Arbeit manche Mittheilungen bringt, die auch für unsere Behandlung des Gegenstandes von grossem Interesse sind, so halte ich es für angebracht, in einem kurzen Nachtragskapitel die wichtigsten Punkte der Arbeit zu discutiren.

Zunächst kann ich mit Befriedigung constatiren, dass die in der Anmerkung auf S. 296 ausgesprochene Vermuthung, dass Taphrina virginica dem Betulae-Stamm angehören müsse, durch die Form der Asken dieser Art bestätigt wird. Sadebeck schreibt darüber: „Die reifen Asken sind cylindrisch, in ihrer ganzen Länge mehr oder weniger gleich dick, . . . oben sind sie in der Regel etwas abgerundet, nicht selten aber auch gerade abgestumpft, wie an der Basis“. Diese Beschreibung genügt auch ohne Abbildung, um zu zeigen, dass die Asken von Taphrina virginica dem Typus des Stammes genau entsprechen.

Auch die auf Seite 316 von mir ausgesprochene Ansicht, dass das Verbreitungsgebiet des Filicina-Stammes nicht auf die östliche Halbkugel beschränkt sei, gewinnt eine neue sichere Stütze durch die Mittheilung einer neuen Art des Filicina-Stammes, welche von Lagerheim bei Quito auf einer Nephrodium-Art gefunden und von

Sadebeck untersucht und beschrieben wurde. Leider ist der Beschreibung dieses Pilzes, den Sadebeck als Magnusiella fasciculata bezeichnet, keine Abbildung beigefügt. Nach der Beschreibung ist die Askenform nicht mit ganzer Sicherheit zu construiren, besonders lässt sich nicht erkennen, ob der Askus oben flach abgerundet oder gestutzt ist oder ob sein Durchmesser nach oben mehr allmählich abnimmt, wie es für eine Art des Filicina-Stammes zu erwarten wäre. Das Mycel des Pilzes verbreitet sich intercellular, die askogenen Zellen werden an aufsteigenden Mycelästen gebildet in ähnlicher Weise wie bei Taphrina lutescens. Dass der aufsteigende Mycelast durch eine Querwand gegliedert wird, kann uns nicht befremdlich erscheinen. Vielmehr stellt der neue Pilz durch dieses Verhalten eine vermittelnde Uebergangsform dar zwischen der Entwickelungsphase, welche durch Taphrina flava und derjenigen, welche durch Taphrina Potentillae und Taphrina lutescens repräsentirt wird. Bei Taphrina flava wird der aufsteigende Ast durch eine Querwand gegliedert, seine Endzelle wird zur Mutterzelle einiger weniger askogenen Zellen. Bei Taphrina fasciculata wird der aufsteigende Ast gleichfalls durch eine Querwand zertheilt, die Endzelle aber wird direct zur askogenen Zelle, bei den übrigen genannten Arten unterbleibt die Gliederung des aufsteigenden Astes, so dass derselbe ganz in die Bildung des Sporenschlauches mit einbezogen wird.

Sehr interessant ist der von Sadebeck gelieferte Nachweis, dass Taphrina Johansonii ein perennirendes Mycel besitzt. Es scheint somit, dass alle Taphrina-Arten, welche auf den Früchten der Wirthspflanze ihre Sporenschläuche entwickeln, in den Sprossen perenniren. Sadebeck gibt ferner an, dass der Pilz, welcher die Carpelle der Kätzchen von Populus tremuloides bewohnt, zu Taphrina Johansonii zu stellen ist; diese Angabe kann ich, wie ja aus dem auf Seite 320 Gesagten hervorgeht, bestätigen und hinzufügen, dass auch der Pilz auf den weiblichen Kätzchen von Populus grandidentata in denselben Formenkreis gehört, wobei ich indess die Frage offen lassen muss, ob nicht eine eingehende Untersuchung zwischen den amerikanischen und den europäischen Pilzen gewisse constante durch Zahl und Maass ausdrückbare Rassenunterschiede feststellen könnte. Soviel über die mitgetheilten Thatsachen; im Allgemeinen gibt Sadebeck's Mittheilung meiner Ueberzeugung, dass seine Gattungseintheilung nicht der natürlichen Verwandtschaft der Arten entspricht, eine neue Stütze. Durch den Nachweis des perennirenden Mycels bei Taphrina Johansonii wird Sadebeck genöthigt, diese Art in seine Gattung Exoascus zu

stellen und sie also von Taphrina aurea generisch zu trennen, welche in Beziehung auf die Morphologie der Sporenschläuche in allen Punkten mit ihr übereinstimmt, selbst in der auffälligen Färbung der Asken. So hoch ich das Verdienst Sadebeck's um die Systematik der parasitischen Exoasceen schätzen muss, weil er die Morphologie zum Princip der Artunterscheidung gemacht und das Princip in sorgfältiger Untersuchung für die Mehrzahl aller Formen durchgeführt hat, so wenig vermag ich ihm zu folgen, wenn er bei der Umgrenzung der Gattungen von der Morphologie der Formen absehen und einzig die Entwickelung des Mycels und sein biologisches Verhalten zum Maassstabe der verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit machen will.

Durch die im Vorstehenden besprochene Arbeit wurde ich zugleich auf eine neuerschienene Abhandlung von Mrs. Patterson[1]) über die amerikanischen Exoasceen aufmerksam gemacht. Herr Professor Sadebeck hatte die grosse Liebenswürdigkeit, mir auf meine Bitte das Buch, welches mir sonst nicht zugänglich war, leihweise zu überlassen, so dass ich in der Lage bin, auch über diese Abhandlung noch Einiges hinzuzufügen. Mrs. Patterson gibt einige neue Standorte und Wirthspflanzen von bisher schon bekannten Arten an, ferner constatirt sie das Vorkommen von Taphrina Ulmi auf Ulmus americana in Nordamerika. Sie gibt eine Beschreibung von Taphrina virginica und von Taphrina (Exoascus) Aesculi. Die letztere Art, die ich gleichfalls untersucht und abgebildet habe, soll nach ihr keine Stielzelle am Askus besitzen. Mrs. Patterson hatte als Untersuchungsmaterial die in der Sammlung von Ellis & Everhard unter Nr. 1887 ausgegebenen Exemplare. Wenn nicht die Ellis'sche Sammlung unter der gleichen Nummer verschiedene Pilze enthält, so muss ich annehmen, dass Mrs. Patterson sich bezüglich des Fehlens der Stielzelle geirrt hat. Ihre Figur scheint diese Annahme zu bestätigen. Uebrigens stimmen Mrs. Patterson's Angaben bezüglich der Askengrösse weder mit meinen Messungen noch mit ihrer eigenen Figur überein.

Auch bei der Taphrina, welche auf Alnus incana, serrulata und rubra die Carpelldeformationen erzeugt, hat Mrs. Patterson keine Stielzelle gesehen. Wenn ihre Beobachtung richtig ist, so würde sie beweisen, dass ausser der Taphrina Robinsoniana auch schon die Taphrina Alni incanae in Amerika vorkommt, oder dass der betreffende Pilz bezüglich der Querwand zwischen Stielzelle und Askus ähnliche

1) Mrs. F. W. Patterson, A study of North American parasitic Exoasceae Bull. from the Laboratories of Natural History of the State University of Jowa March 1895.

Schwankungen aufweist, wie etwa Taphrina aurea. Bei der Figur der Taphrina bacteriosperma hat Mrs. Patterson ein intercellulares Mycel angedeutet. Nach den Untersuchungen von Johanson besitzt der Pilz in Europa nur ein subcuticulares Mycel. Wenn die Zeichnung der Mrs. Patterson der Wirklichkeit entspräche, so hätten wir hier vielleicht einen weiteren Fall fortschreitender Differenzirung zwischen stammverwandten Arten der beiden Erdtheile zu constatiren. Vorerst aber möge man mich nicht für ungalant halten, wenn ich mich gegen die vielen auffallenden neuen Thatsachen, von welchen die Abhandlung der Mrs. Patterson berichtet, noch etwas skeptisch verhalte.

Uebersicht über die bis jetzt bekannten parasitischen Exoasceen.

Die Abtheilung umfasst diejenigen auf höheren Pflanzen endophytisch schmarotzenden Askomyceten, welche keine eigentlichen Fruchtkörper, sondern mehr oder minder dichte Lager von freien aus der Oberfläche der Wirthspflanze hervorbrechenden Sporenschläuchen bilden.

I. Gattung Taphrina.

Die Sporenschläuche sind keulenförmig bis cylindrisch

A) Der Filicina-Stamm.

Nr. 1—5.

Die Sporenschläuche sind schlank, keulenförmig und nach beiden Enden hin allmählich verschmälert, oben abgerundet, so dass die breiteste Stelle wenigstens um ein Viertel der Askenlänge unter der Spitze liegt. Die hieher gehörenden Arten schmarotzen auf Farnen.

1. *Taphrina Cornu cervi.*

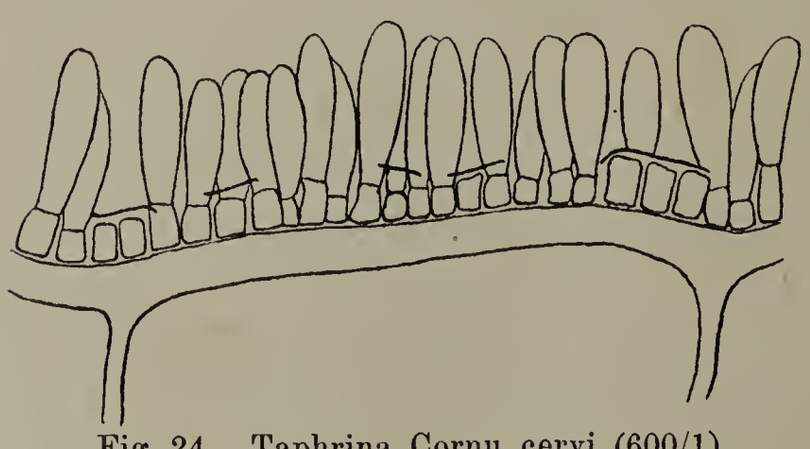


Fig. 24. Taphrina Cornu cervi (600/1).

Exoascus Cornu Cervi Sadeb.

Exoascus Cor. Cervi Schröter.

Taphrina tubaeformis Lagerheim.

Verursacht an den Blättern von Aspidium aristatum Sw. stift- oder geweihartige Auswüchse.

Das intercellulare Mycel durchzieht die Auswüche und bildet auf deren Oberfläche ein zusammenhängendes subcuticulares Hymenium

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzelle ist bis 6 μ hoch und bis 4 μ breit.

Die Asken sind keulenförmig nach beiden Enden hin allmählich verschmälert und oben abgerundet. Ihre Länge beträgt bis 24 μ, ihre grösste Breite 5—6 μ.

Sporen wurden bisher nicht beobachtet.

Der Pilz ist im indo-malayischen und polynesischen Gebiet an verschiedenen Standorten gesammelt worden.

2. *Taphrina filicina* Rostr.

Ascomyces filicinus Rostr.

Verursacht an den Blättern von Aspidium spinulosum Sw. fleischige Gallen von dunkler Färbung.

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht, es ist an der Oberfläche der Zellen ausgebreitet und bildet eine dichte subcuticulare Hymenialschichte.

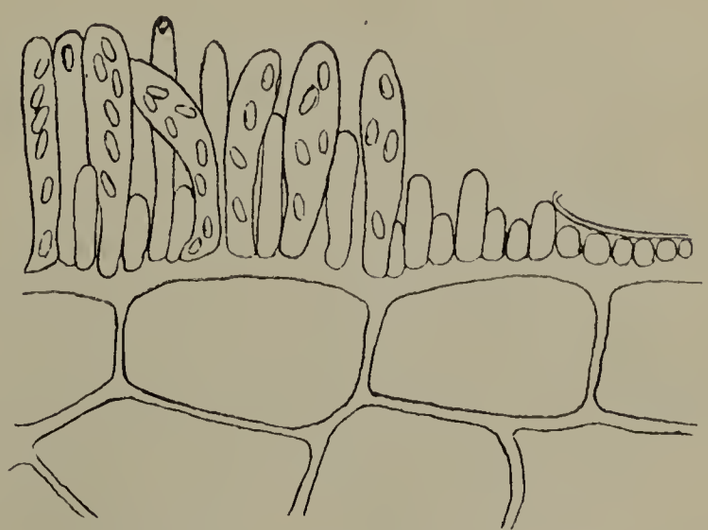


Fig. 25. Taphrina filicina (nach Johanson) (600/1.)

Eine Stielzelle wird am Askus nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind keulenförmig nach beiden Seiten allmählich verschmälert, oben abgerundet, unten gerade. Sie sind 29—38 μ lang und bis 9 μ breit.

Die vier oder acht Sporen sind eliptisch, 4—5 μ lang und ca. 2 μ breit.

Der Pilz ist bisher nur auf der skandinavischen und auf der Balkan-Halbinsel gesammelt worden.

3. *Taphrina Laurencia.*

Verursacht an den Blättern von Pteris quadriaurita Retz. büschelartige Auswüchse.

Das Mycel ist intracellular in den Auswüchsen ausgebreitet und bildet in den Epidermiszellen der Auswüchse Gruppen von askogenen Zellen, deren Asken als kleine Partialhymenien büschelig nach aussen hervorbrechen.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind cylindrisch, bis 19 μ hoch und 6—7 μ breit.

Fig. 26. Taphrina Laurencia (600/1).

Die Asken sind keulenförmig nach beiden Enden hin verschmälert, oben abgerundet. Ihre Länge beträgt ca. 24 μ, ihre Breite ca. 7 μ.

Der Pilz ist bisher nur auf Ceylon gesammelt worden.

4. *Taphrina fasciculata* (Lagerh. und Sadeb).

Magnusiella fasciculata Lagerh. und Sadeb.

Verursacht an den Blättern von Nephrodium sp. weisse oder grauweise Flecke.

Das Mycel breitet sich intercellular aus, von ihm aus dringen Büschel von Aesten an die Oberfläche, deren durch eine Querwand abgetrenntes oberes Ende direct zum Sporenschlauch wird.

Die Sporenschläuche sind 50—70 μ lang und 9—12 μ breit.

Fig. 27. Taphrina lutescens (nach Rostrup) (600/1).

Die eiförmigen Sporen sind 5—8 μ lang und ca. 4 μ breit. Sprossconidien wurden verhältnissmässig selten beobachtet.

Der Pilz wurde in Südamerika bei Quito gefunden.

5. *Taphrina lutescens* Rostr.

Magnusiella lutescens Sadeb.

Verursacht an Aspidium Thelypteris Roth gelbliche Blattflecken.

Das Mycel perennirt nicht. Es verbreitet sich intercellular in den Blättern, die einzelnen zur Oberfläche empordringenden Fadenäste werden direct zu Sporenschläuchen.

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind schlank, keulenförmig, nach beiden Enden verschmälert. Sie sind 60—75 μ lang und 8—9 μ breit.

Die reifen Schläuche sind mit zahlreichen stäbchenförmigen Sprossconidien angefüllt, welche 4—5 μ lang und ca. 1 μ breit sind.

Der Pilz ist bisher nur in Dänemark beobachtet worden.

Nicht berücksichtigt wurde Taphrina Selaginellae P. H. in sched. herb. berol.

B) Der Betulae-Stamm.

Nr. 6—29.

Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch, selten nach der Mitte oder nach unten hin etwas eingezogen. Oben sind sie flach abgerundet oder gerade, bisweilen selbst etwas eingesenkt. Die hierher gehörenden Arten schmarotzen auf Julifloren.

a) Auf Ulmaceen. Nr. 6—7.

6. *Taphrina Ulmi* Johans.

Exoascus Ulmi Fuskel.

Exoascus Campester Sacc.

Verursacht auf Ulmus campestris L. und Ulmus montana With. und Ulmus glabra an den Blättern Flecken und blasige Auftreibungen.

Das Mycel perennirt nicht. Es breitet sich subcuticular in den Blättern aus, die Mehrzahl der Zellen des Mycels wird zu ascogenen Zellen, an denen je ein Askus gebildet wird.

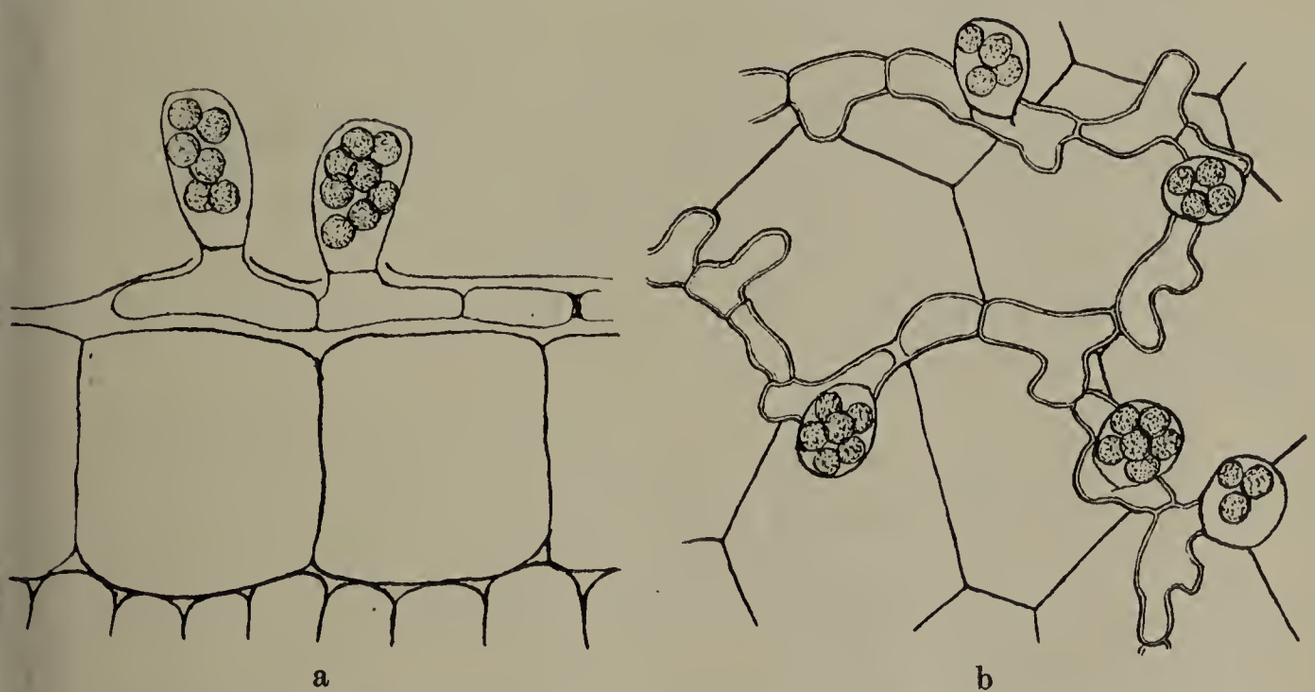


Fig. 28. Taphrina Ulmi. a von der Seite (720/1), b von oben (600/1).

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind querbreiter 3—8 μ hoch und meist 15—20 μ breit.

Die Asken sind plump cylindrisch, oben flach abgerundet. Ihre Länge beträgt 12—20 μ, ihre Breite 8—10 μ.

Es werden vier bis acht Sporen in jedem Schlauch gebildet, deren Durchmesser bis 4 μ beträgt. Conidiensprossung im Askus wurde bisher nicht beobachtet.

Der Pilz ist in Mitteleuropa von Italien bis nach Skandinavien beobachtet worden und kommt auch in Nordamerika vor. Juni bis October.

7. *Taphrina Celtis* Sadeb.

Exoascus Emiliae Passerini.

Verursacht auf Celtis australis L. an den Blättern heller gefärbte Flecken oder schwache Auftreibungen.

Fig. 29. Taphrina Celtis (600/1).

Das Mycel perennirt nicht. Es breitet sich subcuticular im Blatt aus. Die Mehrzahl der Zellen wird zu askogenen Zellen, aus welchen die zerstreut stehenden Asken hervorgehen.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind querbreiter, 8—10 μ hoch und bis 30 μ breit.

Die Asken sind plump cylindrisch, oben flach abgerundet oder gestutzt, bisweilen nach unten hin etwas verschmälert. Ihre Länge beträgt 25—30 μ, ihre Breite ca. 10 μ.

Die Sporen haben einen Durchmesser von 3—3,5 μ. Conidiensprossung im Askus ist bisher nicht bekannt.

Der Pilz wurde bisher nur in Norditalien und in der Schweiz gefunden.

b) Auf Betulaceen. Nr. 8—20.

α) Auf Betula. Nr. 8—15.

8. *Taphrina alpina* Johanson.

Exoascus alpinus Sadeb.

Verursacht an Betula nana L. Hexenbesen mit bleichgrünen Blättern.

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und bildet an der Unterseite der Blätter zusammenhängende, subcuticulare Hymenien

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind querbreiter, gewöhnlich 8—14 μ hoch, selten höher und 12—20 μ, meistens 15—17 μ breit.

Die Asken sind plump cylindrisch oder seitlich etwas ausgebaucht und nach unten ein wenig verschmälert. Sie sind 20—27 μ lang und 9—14 μ breit.

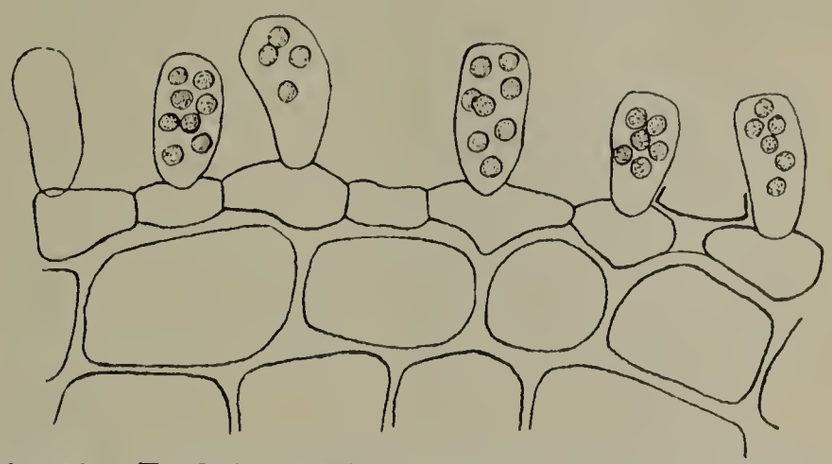


Fig. 30. Taphrina alpina (nach Johanson) (600/1).

Die kugeligen Sporen sind 3,5—5 μ im Durchmesser. Nur sehr selten ist Conidiensprossung beobachtet worden.

Diese Art ist bis jetzt nur auf der skandinavischen Halbinsel beobachtet worden. Juli.

9. *Taphrina nana* Johans.

Exoascus nanus Sadeb.

Verursacht an Betula nana L. Hexenbesen und gelbgrüne, graubereifte Blattflecken.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet in den Blättern beiderseits zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

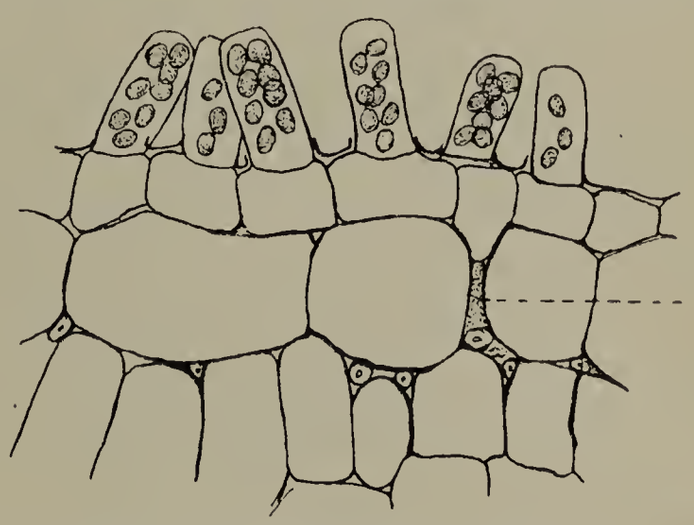


Fig. 31. Taphrina nana (600/1).

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzelle ist quer breiter, 7—10 μ (selten mehr) hoch und 8—17 μ breit, unten flach.

Die Asken sind plump cylindrisch, oben gestutzt, 18—24 μ (selten bis 30 μ) lang und 7—9 μ breit.

Die Sporen sind 3—5 μ breit und zeigen oft Conidiensprossung innerhalb des Askus.

Der Pilz ist bis jetzt nur auf der skandinavischen Halbinsel beobachtet worden.

10. *Taphrina Betulae* Johans.

Exoascus Betulae Fuckel.

Ascomyces Betulae Magnus.

Verursacht auf Betula verrucosa Ehrh., Betula pubescens Ehrh. und Betula turkestanica (Sydow Mycothea Marchica C. XXXIV) weisse bis gelbliche Flecken an den Blättern.

Fig. 32. Taphrina Betulae. (600/1.)

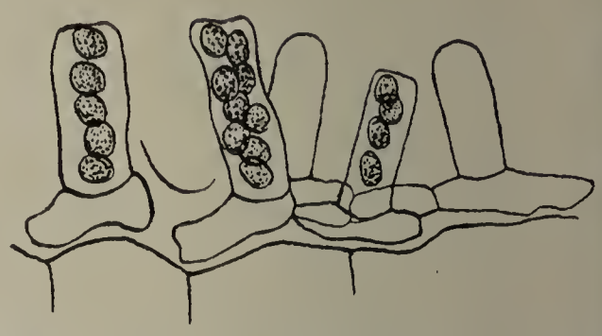


Fig. 33. Taphrina Betulae var. auctumnalis (nach Sadebeck) (600/1).

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht, es breitet sich in der Mehrzahl der Fälle an der Oberseite in Blättern aus und erzeugt zwischen den vegetativen Zellen Gruppen von askogenen Zellen, welche zu einem dichten, subcuticularen Hymenium zusammenschliessen.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzelle ist quer breiter, unten gerade oder flach abgerundet. Sie ist 8—12 μ hoch und 12—25 μ breit.

Die Asken sind cylindrisch, oben flach abgerundet oder gestutzt. Sie sind bis 42 μ lang und 8—12 μ breit.

Die Sporen sind eirund oder kugelig mit einem Durchmesser von 3—5 μ. Nicht selten findet im Askus Conidiensprossung statt.

Der Pilz ist in Mitteleuropa von den Alpen nordwärts bis Dänemark verbreitet. Juni, Juli.

Var. auctumnalis Sadeb.

Die Stielzelle ist nur 2—5 μ hoch, aber oft über 20 μ breit.

Die Asken sind nur 15—27 μ lang und 6—9 μ breit.

Die Form wurde bisher nur bei Hamburg beobachtet. September.

11. *Taphrina betulina* Rostrup.

Exoascus betulinus Sadeb.

Verursacht an Betula pubescens Ehrh. und Betula odorata Bechst. Hexenbesen und graubereifte Askenüberzüge an der Unterseite der Blätter.

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und bildet in den Blättern zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzellen sind so breit wie der Askus, selten querbreiter, die Basis ist nicht oder nur unbedeutend verschmälert. Ihre Höhe beträgt bis zu 25 μ, ihre Breite gewöhnlich gegen 15 μ.

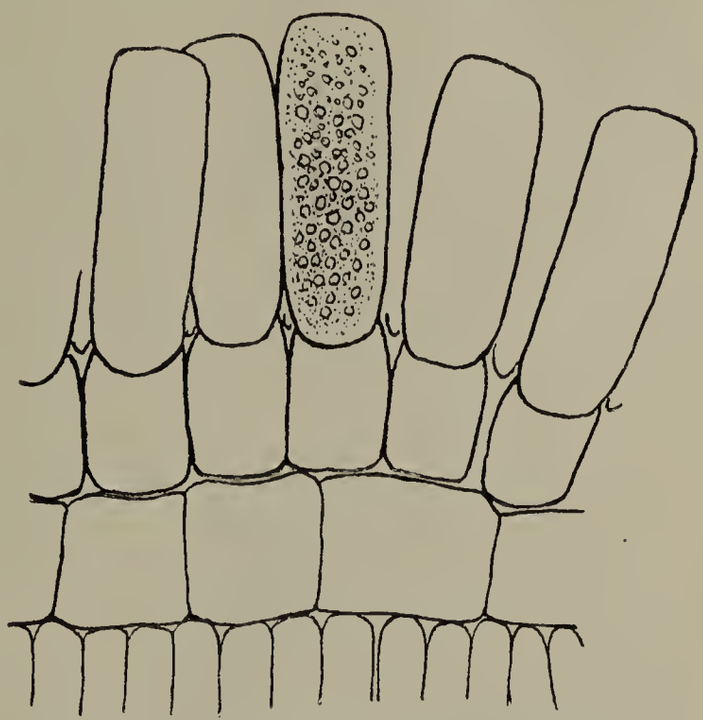


Fig. 34. Taphrina betulina (600/1).

Die Asken sind plump cylindrisch, oben abgestutzt oder etwas abgerundet, meist sind sie gegen 50 μ lang und 15 μ breit, in einzelnen Fällen werden sie nur 30—40 μ lang.

Der Durchmesser der Sporen beträgt ca. 5 μ. Meist tritt Conidiensprossung im Askus ein.

Der Pilz ist mit einiger Sicherheit bisher nur in Deutschland und in Dänemark und Skandinavien nachgewiesen worden.

12. *Taphrina carnea* Johans.

Verursacht auf Betula odorata Bechst., Betula pubescens Ehrh., Betula nana L. und Betula intermedia Thum. an den Blättern blasige Auftreibungen von fleischrother Färbung.

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht. Es verbreitet sich vorwiegend an der Oberseite der Blätter und bildet ein dichtes subcuticulares Hymenium.

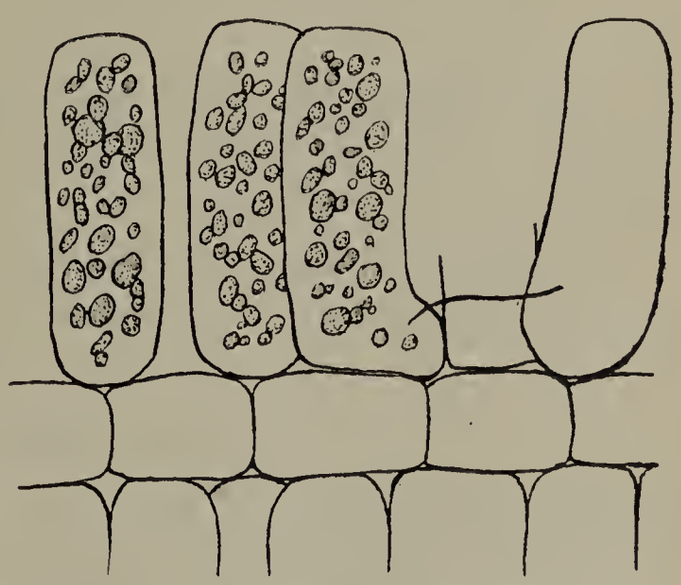


Fig. 35. Taphrina carnea (600/1).

Eine Stielzelle wird nicht gebildet.

Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch, an beiden Enden flach abgerundet oder gestutzt. Sie sind 44—80 μ (meist 60—70 μ) lang und 14—30 μ (meist 18—24 μ) breit.

Die Schläuche sind bei der Reife gewöhnlich mit Sprossconidien erfüllt.

Der Pilz ist bisher auf der skandinavischen Halbinsel, im schlesischen Isergebirge und in den Tyroler Alpen beobachtet worden. Juli.

13. *Taphrina bacteriosperma* Johans.

Exoascus bacteriospermus Sadeb.

Verursacht auf Betula nana L. Erkrankung ganzer Sprosse. Die Blätter der inficirten Sprosse sind vergrössert, gelbgrün und auf der Oberseite weiss bereift.

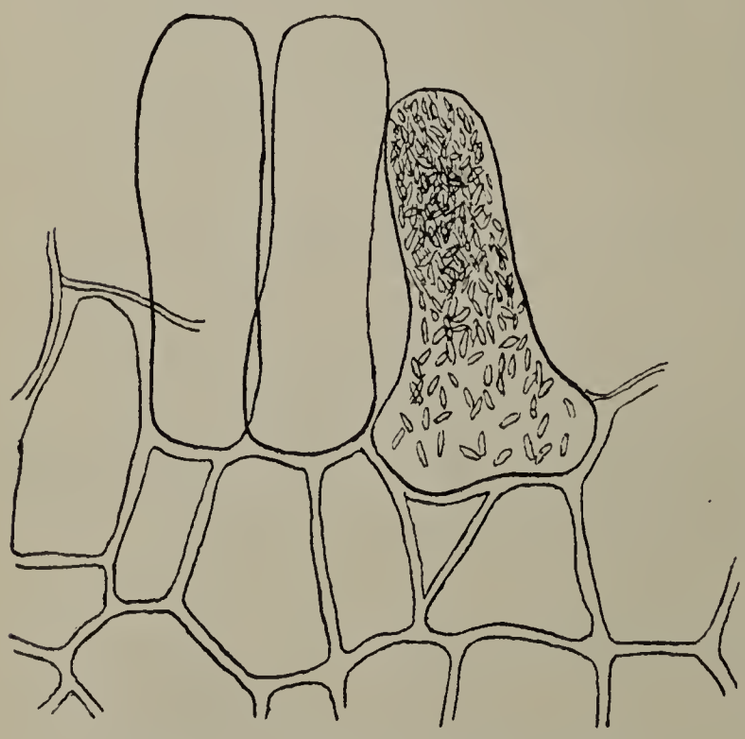


Fig. 36. Taphrina bacteriosperma (nach Johanson) (600/1).

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und bildet an der Oberseite, seltener auch an der Unterseite, zusammenhängende subcuticulare Hymenien.

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch, oben gerundet oder abgestutzt, unten bisweilen zu einem Fuss verbreitert. Ihre Länge beträgt 47—80 μ, die Breite 14—20 μ, die basale Verbreiterung erreicht bisweilen einen Durchmesser von 28—30 μ.

Die kugeligen Sporen messen 3,6—4,5 μ. Gewöhnlich sind die Schläuche mit stabförmigen Sprossconidien erfüllt, welche 6,8—7 μ lang und 1—1,5 μ dick sind.

Ueber das Vorkommen des Pilzes wurden bisher aus Skandinavien, aus Grönland und aus Nordamerika Angaben gemacht. Juli.

14. *Taphrina flava* Farl.

Magnusiella flava Sadeb.

Exoascus flavus Farl.

Verursacht auf Betula populifolia Willd. und Betula papyracea Willd. gelbe Flecken an den Blättern.

Das Mycel perennirt nicht. Es breitet sich intercellular in den Blättern aus und erzeugt an den Enden der zur Oberfläche empordringenden

Aeste kleine Gruppen von askogenen Zellen, welche zu einem dichten subcuticularen Hymenium zusammentreten.

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch, an beiden Enden abgestutzt oder nach unten plötzlich zur Breite des aufsteigenden Mycelfadens verschmälert. Sie sind 38—65 μ lang und 20—30 μ breit.

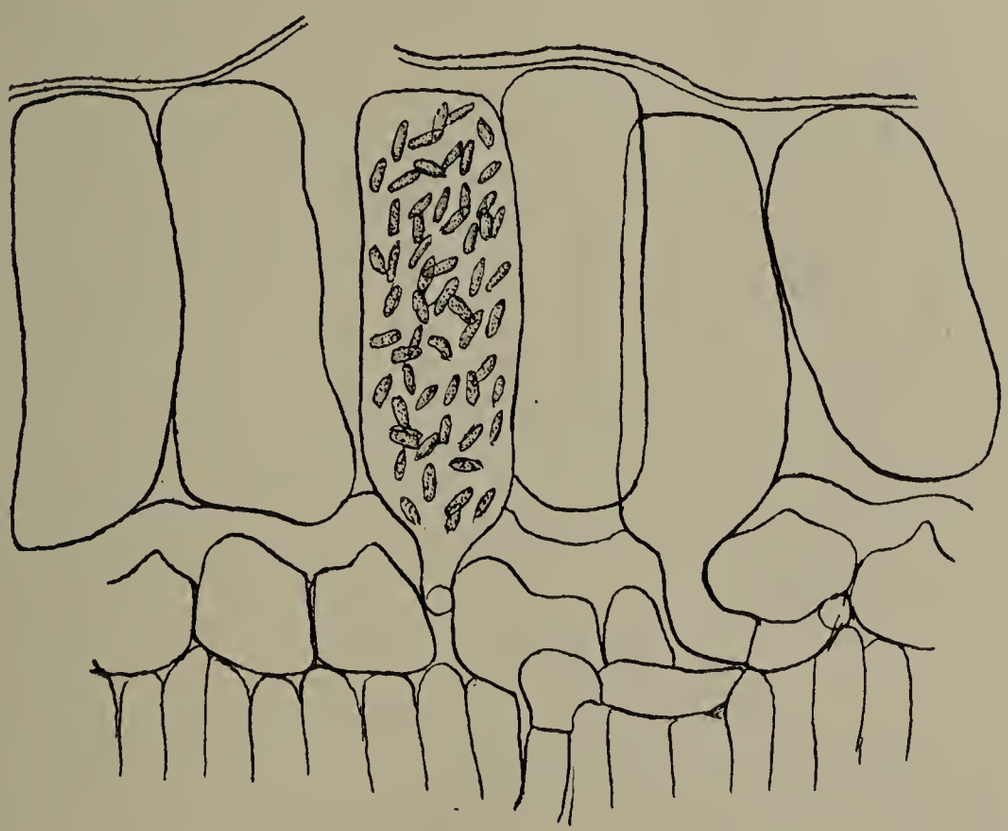


Fig. 37. Taphrina flava (600/1).

Bei der Reife sind die Schläuche mit zahlreichen länglichen Sprossconidien erfüllt, welche 3—7 μ lang und gegen 2 μ breit sind.

Der Pilz ist bisher nur aus Nordamerika bekannt.

15. *Taphrina turgida* Sadeb.

Syn.: Exoascus turgidus Sadeb.

Verursacht an Betula verrucosa Ehrh. Hexenbesen. Die Blätter sind etwas wellig gekräuselt, oberseits dunkelgrün, unterseits grau bereift.

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und bildet an der Unterseite der Blätter zusammenhängende subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind nach unten lang zugespitzt, bisweilen laufen sie in mehrere zahnwurzelartige Fortsätze aus, welche in das Gewebe der Blätter eindringen. Sie sind 17—30 μ hoch und oben 15 μ breit.

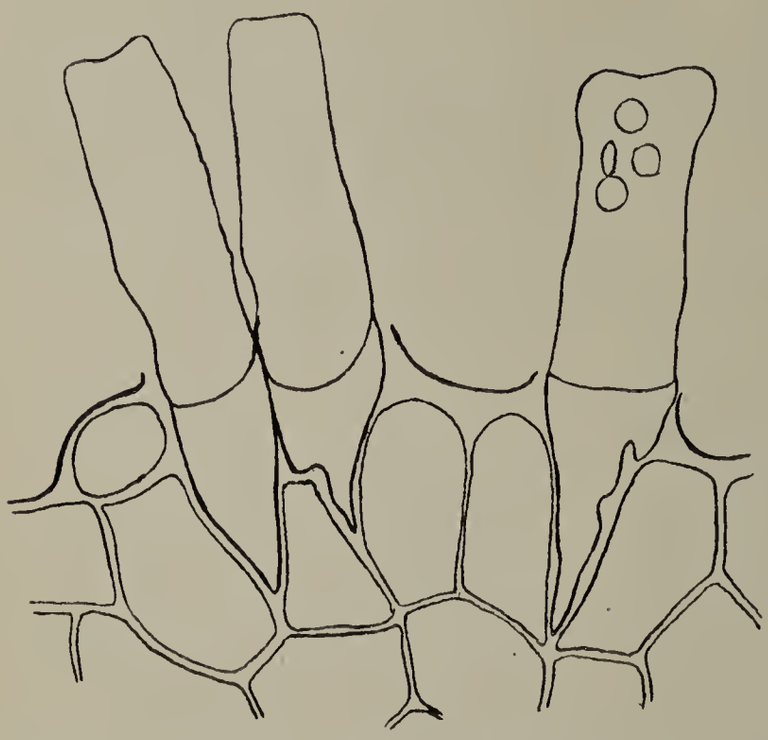


Fig. 38. Taphrina turgida (nach Sadebeck) (600/1).

Die Asken sind unregelmässig plump cylindrisch, oben abgestutzt oder eingesenkt, 46—50 μ lang und ca. 15 μ breit. Die Sporen sind bis 4 μ breit. Fast regelmässig findet Conidiensprossung im Askus statt.

Der Pilz ist bis jetzt nur in Deutschland und in Tyrol beobachtet worden. Mai bis August.

β) **Auf Alnus.** Nr. 16—20.

16. *Taphrina epiphylla* Sadeb.

Syn.: Exoascus epiphyllus Sadeb.
Taphrina Sadebeckii var. borealis Johans.
Taphrina borealis Johans.

Verursacht auf Alnus incana DC. Hexenbesen und graue Askenüberzüge auf den Blattflächen.

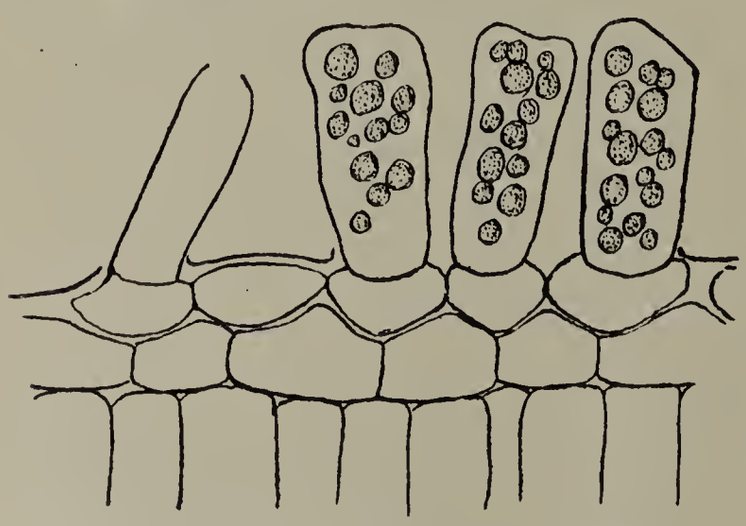


Fig. 39. Taphrina epiphylla (600/1).

Das subcuticulare Mycel perennirt in den Knospen und bildet in den Blättern zusammenhängende subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind querbreiter, unten meist flach ihre Höhe beträgt 8—9, seltener bis 20 μ, ihre Breite 20—33 μ.

Die Asken sind oben gestutzt oder eingesenkt, plump cylindrisch, oft unter der gestutzten Scheitelfläche etwas verbreitert. Sie sind 35—40 μ hoch und 15—20 μ breit.

Die Sporen haben 6—8 μ im Durchmesser, Conidiensprossung im Askus ist häufig.

Der Pilz ist in ganz Mitteleuropa, auch in Italien verbreitet. Mai, Juni.

17. *Taphrina Sadebeckii* Johans.

Exoascus Alni de Bary.

Exoascus flavus Sadeb.

Verursacht auf Alnus glutinosa Gaert. und Alnus tinctoria (Sydow., Mycotheca Marchica C. XXXIV) und Alnus glutinosa × incana runde, gelbliche oder grauweisse Blattflecke.

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht, es breitet sich vorwiegend an der Unterseite der Blätter aus bildet zwischen den vegetativen Zellen, Gruppen von askogenen Zellen, welche zu einem dichten Hymenium zusammenschliessen.

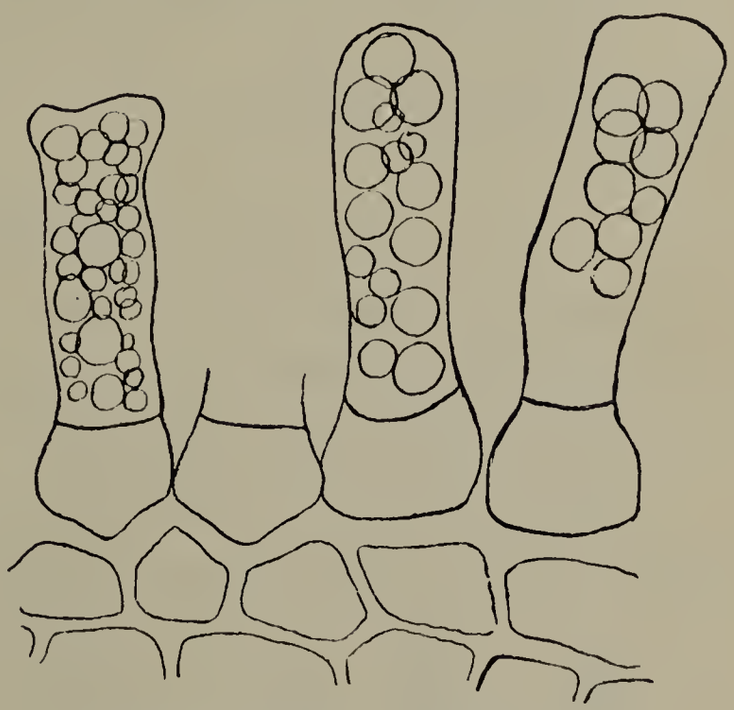


Fig. 40. Taphrina Sadebeckii (nach Sadebeck) (600/1).

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind etwas breiter als der Askus, bisweilen nach unten stumpf zugespitzt, gewöhnlich flach. Ihre Höhe beträgt 18—22 μ, ihre Breite ungefähr ebensoviel. Nur selten sind sie wesentlich breiter bis zu 35 μ.

Die Asken sind plump cylindrisch, bisweilen unter dem flach abgerundeten, gestutzten oder ausgerandeten oberen Ende etwas verbreitert. Ihre Länge beträgt 41—55 μ, ihre Breite 14—18 μ.

Die rundlichen Sporen messen bis gegen 7 μ im Durchmesser. Conidiensprossung im Askus ist sehr häufig.

Der Pilz ist in Mitteleuropa von Italien bis Skandinavien sehr häufig. Mai bis September.

18. *Taphrina Robinsoniana.*

Taphrina alnitorqua Robinson (non Tulasne) cf. Ellis North American Fungi Nr. 296.

Verursacht auf Alnus incana DC. Deformationen der Carpelle.

Das Mycel bildet dicht gedrängte subcuticulare Hymenien an den Fruchtblättern.

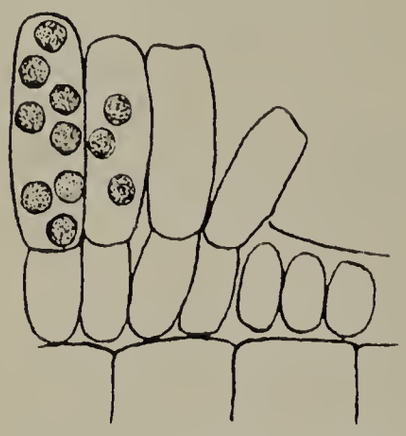


Fig. 41. Taphrina Robinsoniana (600/1).

Die Sporenschläuche besitzen eine Stielzelle, dieselbe ist unregelmässig cylindrisch, unten gewöhnlich abgerundet, 15—17 μ hoch und 6—10 μ breit.

Die Asken sind cylindrisch, oben flach abgerundet oder eingesenkt. 29—37 μ lang und 6—10 μ breit.

Sporen sind gewöhnlich acht vorhanden, kugelig, $3^1/_2$—6 μ breit, bisweilen tritt Conidiensprossung im Askus ein.

Der Pilz ist in den Vereinigten Staaten von Nordamerika gefunden worden.

19. *Taphrina Tosquinetii* Magn.

Ascomyces Tosquinetii Westend.
Taphrina alnitorqua Tul.
Exoascus Alni de Bary pro parte.
Exoascus Tosquinetii Sadebeck.

Erzeugt auf Alnus glutinosa und Alnus glutinosa × incana grauweisse Ueberzüge auf abnorm vergrösserten Blättern.

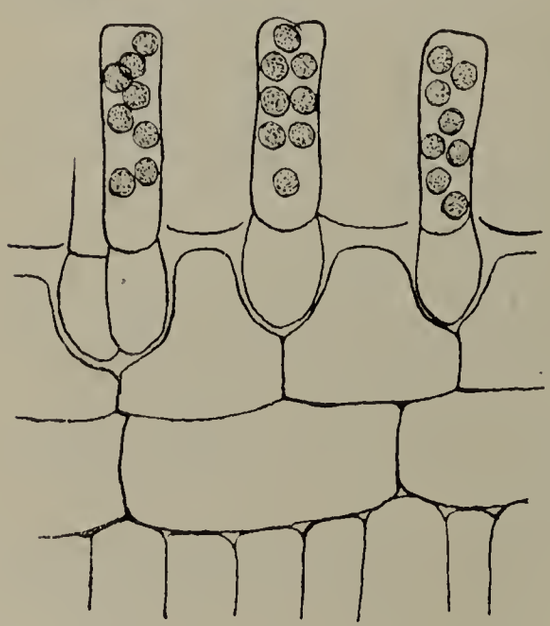


Fig. 42. Taphrina Tosquinetii (600/1).

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und bildet in den jungen Blättern zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind nach unten zugespitzt und zwischen die Epidermiszellen eingesenkt. Ihre Höhe beträgt 11—20 μ, ihre Breite 6—7 μ.

Die Asken sind oben abgestutzt, cylindrisch, bisweilen in der Mitte oder nach unten hin etwas verschmälert, 31—37 μ lang und 6—7 μ breit.

Die Sporen sind 3—5 μ breit, bisweilen ist Conidiensprossung beobachtet worden.

Der Pilz ist in ganz Mitteleuropa nördlich der Alpen verbreitet. Mai bis August.

20. *Taphrina Alni incanae* Magn.

Exoascus Alni de Bary zum Theil.

Exoascus Alni d. B. var strobilinus v. Thümen.

Exoascus alnitorquus Kühn, forma Alni incanae Kühn.

Exoascus amentorum Sadeb.

Ascomyces Alni Berk. et Br.

Ascomyces Tosquinetii strobilina Rostr.

Verursacht an Alnus incana DC., Alnus glutinosa Gaert. Deformationen der Carpelle.

Das subcuticulare Mycel perennirt in den Knospen und bildet auf den Carpellblättern lockere, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind ohne besondere Stielzelle. Sie sind plump cylindrisch, nach unten etwas zugespitzt und zwischen die Epidermiszellen eingedrängt. Ihre Länge beträgt 40—50 μ, die Breite durchschnittlich 10 μ.

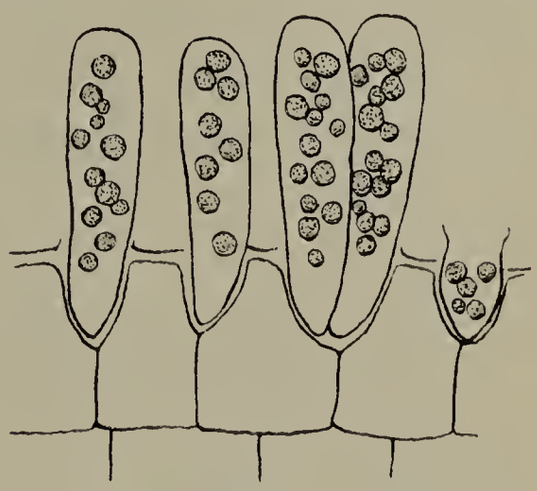


Fig. 43. Taphrina Alni incanae (600/1).

Der Pilz kommt in ganz Mitteleuropa, auch in Italien vor. Juni bis September.

c) Auf Cupuliferen. Nr. 21—26.

21. *Taphrina Ostryae* Massalongo.

Verursacht an Ostrya carpinifolia Scop. Blattflecken.

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht. Es breitet sich vorwiegend an der Unterseite der Blätter aus.

Die locker stehenden Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind nach unten verschmälert und zwischen die Epidermiszellen eingedrängt. Ihre Höhe beträgt 10 μ oder mehr, ihre Breite 12—14 μ.

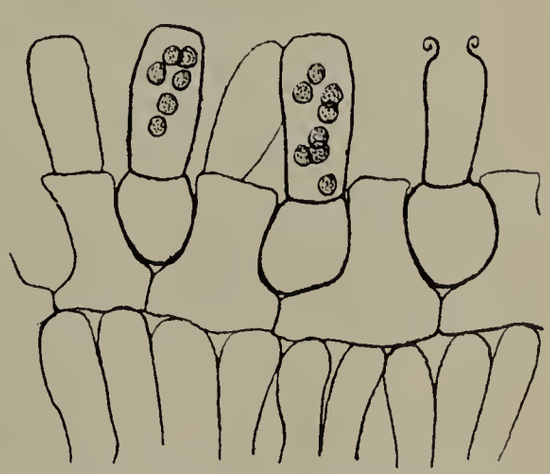


Fig. 44. Taphrina Ostryae (600/1).

Die Asken sind plump cylindrisch und oben gestutzt, 20—24 μ lang und 8—12 μ breit.

Die kugeligen Sporen messen bis zu 5 μ.

Der Pilz wurde bisher nur in Italien gefunden.

22. *Taphrina virginica* Seymour et Sadeb.

Verursacht auf Ostrya virginica Flecken und aufgetriebene Blasen an den Blättern.

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht und bildet an der Blattunterseite ein ziemlich dichtes Hymenium.

An den dichtstehenden Sporenschläuchen wird keine Stielzelle abgegrenzt.

Die Sporenschläuche sind cylindrisch, in ihrer ganzen Länge ungefähr gleich breit, an beiden Enden gerade oder oben flach abgerundet. Sie sind ca. 25 μ lang und ca. 10 μ breit.

In den Asken findet in der Regel Conidiensprossung statt.

Der Pilz ist im westlichen Nordamerika beobachtet worden.

23. *Taphrina Carpini* Rostr.

Syn.: Exoascus Carpini Rostr.

Verursacht auf Carpinus Betulus L. Hexenbesen.

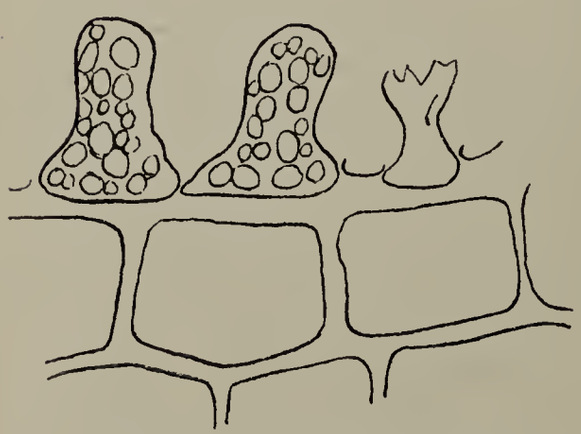


Fig. 45. Taphrina Carpini (nach Sadebeck) (600/1).

Das subcuticulare Mycel perennirt in den Knospen und bildet an der Unterseite der Blätter subcuticulare Hymenien.

Eine Stielzelle wird an den Sporensäcken nicht abgetrennt.

Die Sporensäcke sind gegen 25 μ lang und im oberen plump cylindrischen Theil 8—12 μ breit; nach unten hin verbreitern sie sich zu einem bis 24 μ breiten Fuss mit gerader Grundfläche.

Die Sporen sind ca. 4 μ im Durchmesser. Sehr häufig tritt Conidiensprossung ein.

Der Pilz kommt in Mitteleuropa von den Alpen bis nach Dänemark und Skandinavien vor. Mai bis August.

24. *Taphrina australis* (Atkins).

Exoascus australis Atkinson.

Verursacht auf Carpinus americana Michx. Missbildung der Blätter.

Das Mycel ist subcuticular ausgebreitet und bildet an der Blattoberseite ein dichtes Hymenium.

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind cylindrisch an den Enden gestutzt. Ihre Länge beträgt 30—60 μ, meist gegen 50 μ, ihre Breite 7—8 μ, bisweilen bis 10 μ.

Die runden Sporen messen 4—5 μ im Durchmesser. Der Pilz wurde in Nordamerika beobachtet.

25. *Taphrina Kruchii* (Vuillemin).

Exoascus Kruchii Vuillemin.

Verursacht auf Quercus Ilex L. Hexenbesen.

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und bildet in den Blättern lockere, subcuticulare Hymenien.

Eine Stielzelle wird an den Sporenschläuchen nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind im oberen Theil plump cylindrisch und verbreitern sich an der Basis ziemlich plötzlich. Die Länge beträgt 65—75 μ, die Breite beträgt im oberen Theil 15—20 μ, im Fuss 30—40 μ. Die Basalfläche ist wellig verbogen oder mit Fortsätzen versehen welche zwischen die Epidermiszellen des Wirthes eindringen.

Die Asken enthalten bei der Reife zahlreiche Sprossconidien.

Der Pilz wurde bisher nur in Italien und Südfrankreich nachgewiesen.

26. *Taphrina coerulescens* Tul.

Exoascus coerulescens Sadeb.

Ascomyces coerulescens Mont. u. Desm.

Ascomyces Quercus Cooke.

Ascomyces alutaceus v. Thümen.

Verursacht auf Quercus sessiliflora Sm., Quercus pubescens Willd., Quercus Cerris L., Quercus tinctoria Bautr., Quercus alba L., Quercus aquatica Catesby, Quercus laurifolia Michx., Quercus cinerea Michx. unregelmässige graue oder bläuliche Flecken an den Blättern.

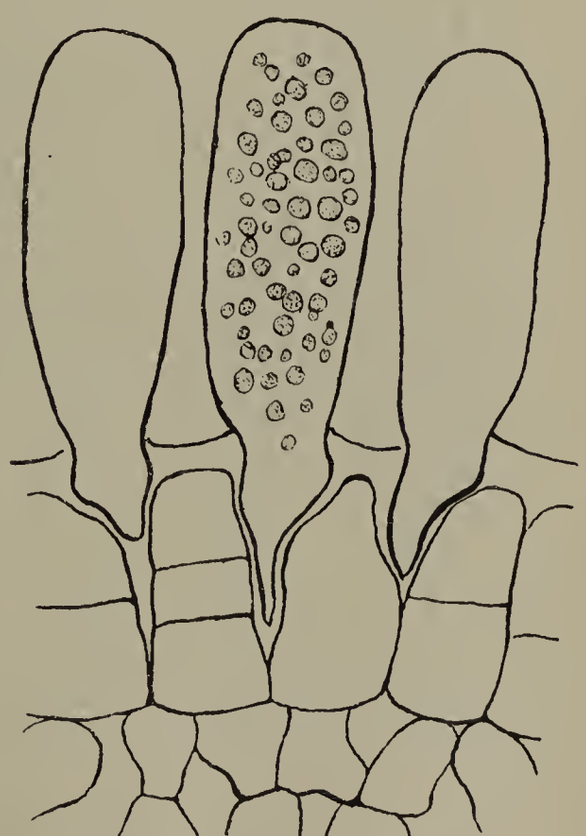


Fig. 46. Taphrina coerulescens (600/1).

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht, es breitet sich in dem Blatte aus und bildet Gruppen von askogenen Zellen, welche zu einem lockeren subcuticularen Hymenium zusammenschliessen.

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt. Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch, oben flach abgerundet, unten in einen rhizoidartigen Fortsatz verschmälert. Bisweilen sind deren mehrere vorhanden. Die Länge der Asken beträgt 55—78 μ, die Breite 18—24 μ.

Die Sporenschläuche sind bei der Reife mit zahlreichen kleinen Sprossconidien erfüllt.

Der Pilz kommt in Mitteleuropa von Italien nordwärts bis nach Skandinavien vor und ist angeblich auch in Nordamerika weit verbreitet. Juni, Juli.

Nicht berücksichtigt wurden die amerikanischen Arten:

Taphrina extensa Saccardo auf Quercus macrocarpa (Saccardo Syll. Fung. Bd. VIII?).

Exoascus Quercus lobatae Mayr auf Quercus lobata.

Ascomyces rubrobruneus Peck auf Quercus rubra (Fortieth annual report of the N. York State Museum of Nat. Hist. 1886).

Ascomyces Fagi Lambotte auf Fagus (Grevillea XI p. 47).

d) Auf Salicaceen. Nr. 27—29.

27. *Taphrina aurea* Fries.

Taphria aurea Fries.

Taphrina populina Fries.

Exoascus Populi Thümen.

Verursacht auf Populus nigra L., Populus pyramidalis Roz. und Populus monilifera Ait. an den Blättern blasige Auftreibungen, welche auf der concaven Unterseite goldgelb gefärbt sind.

Fig. 47. Taphrina aurea (600/1).

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht. Es breitet sich an der Unterseite der Blätter aus und erzeugt ein ziemlich dichtes subcuticulares Hymenium.

Die Sporenschläuche sind meistens gestielt. Die Stielzellen sind schmalcylindrisch oder nach unten verschmälert und zwischen die Zellen des Blattes hinabgedrängt, 4—27 μ, seltener bis 40 μ hoch und 8—17 μ breit, bisweilen unterbleibt die Abtrennung einer Stielzelle

Die Asken sind plump cylindrisch, oben flach abgerundet oder gestutzt, bisweilen nach unten etwas verschmälert oder plötzlich zusammengezogen. Ihre Länge beträgt 50—98 μ, ihre Breite 15—25 μ. Die ungestielten Sporenschläuche sind bisweilen an der Basis etwas erweitert, 80—112 μ lang und 20—27 μ breit.

Der Durchmesser der Sporen beträgt gegen 4 μ. Meist sind die Schläuche mit zahlreichen Sprossconidien dicht angefüllt.

Der Pilz kommt in ganz Mitteleuropa, von Italien bis Skandinavien ziemlich häufig vor und ist auch in Nordamerika auf Populus monilifera beobachtet worden. Mai bis Juli.

28. *Taphrina Johansonii* Sadeb.

Exoascus aureus Sadeb.

Taphrina rhizophora Johans. pro parte.

Verursacht an Populus tremula L., Populus tremuloides und Populus grandidentata Hypertrophie und Gelbfärbung der Carpelle.

Das subcuticulare Mycel perennirt in den Knospen. Es breitet sich auf den jungen Früchten aus und bildet an denselben ziemlich dichte, subcuticulare Hymenien.

Eine Stielzelle wird nicht gebildet.

Die Sporenschläuche sind oben flach abgerundet und im oberen Theil plump cylindrisch oder fast keulenförmig. Der untere Theil verschmälert sich allmählich und ist tief zwischen die Blattzellen hinabgedrängt. Die Länge der Sporenschläuche beträgt 92—105 μ, die Breite im oberen Theil 16—25 μ, unten bisweilen nur 8 μ.

Die Sporen sind ca. 4 μ im Durchmesser. Conidiensprossung im Askus ist sehr häufig.

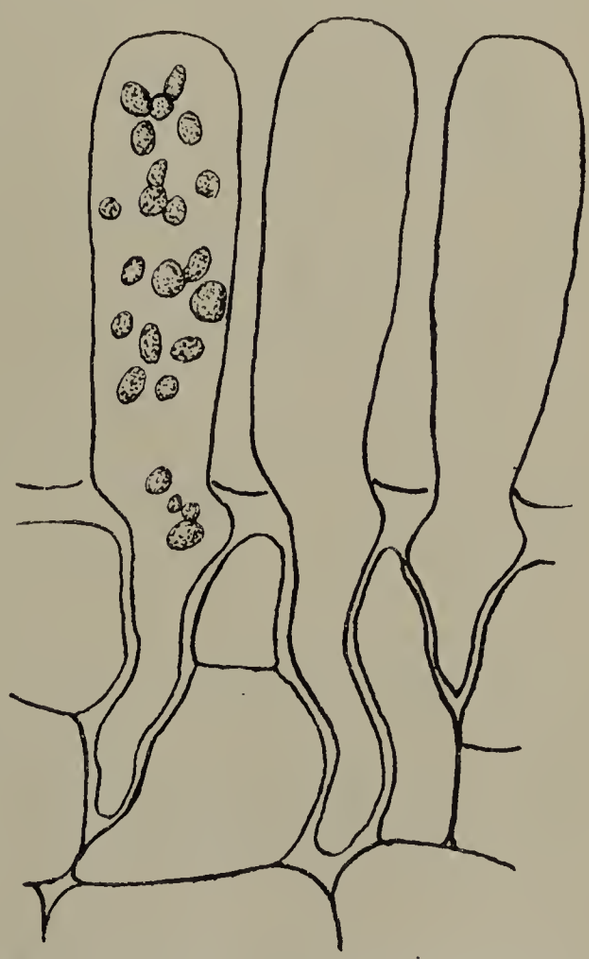


Fig. 48. Taphrina Johansonii (600/1).

Der Pilz ist bisher in Mitteleuropa und in Nordamerika stellenweise gefunden worden. Juni, Juli.

29. *Taphrina rhizophora* Johanson.

Verursacht an Populus alba L. Deformation und Gelbfärbung der Carpelle.

Fig. 49. Taphrina rhizophora (nach Johanson) (600/1).

Das Mycel ist subcuticular; es breitet sich auf den jungen Früchten aus und bildet mehr oder weniger dichte, subcuticulare Hymenien.

Eine Stielzelle wird nicht gebildet.

Die Sporenschläuche sind oben flach abgerundet, im obern Theil plump cylindrisch, nach unten in einem rhizoidartigen bisweilen gegabelten Fortsatz verschmälert, welcher tief in das Blattgewebe hinabgedrängt ist. Die Länge beträgt 120—160 μ, die Breite oben ca. 22 μ, unten bisweilen nur 6 μ.

Der Pilz ist nur aus Skandinavien und Deutschland bekannt.

C) Der Pruni-Stamm.

Nr. 30—45.

Die Sporenschläuche sind mehr oder minder schlank, keulenförmig nach unten verschmälert, so dass die grösste Breite im ersten Viertel der Askenlänge unterhalb der Spitze liegt, oder schlank cylindrisch mit allen Uebergängen zwischen beiden Extremen. Die hieher gehörenden Arten schmarotzen auf Rosaceen.

a) Auf Pomeen. Nr. 30—31.

30. *Taphrina Crataegi* Sadeb.

Exoascus Crataegi Sadeb.

Exoascus bullatus β Crataegi Fuckel. p. p.

Verursacht auf Crataegus Oxyacantha L. und Crataegus monogyna Jacq. Verkrümmungen und rothe Flecken an den Blättern, bisweilen auch Deformationen der Zweige.

Das Mycel überwintert in den Sprossachsen und erzeugt in den Blättern, gelegentlich auch an jungen Sprossachsen, zusammenhängende subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind 6—8 μ hoch und etwa ebenso breit.

Die Asken sind keulenförmig bis cylindrisch, 25—35 μ lang und 8 μ breit.

Die Sporen sind ca. 4—6 μ im Durchmesser.

Der Pilz ist bisher nur in Mitteleuropa von den Alpen nordwärts bis in Skandinavien beobachtet worden. Mai, Juni.

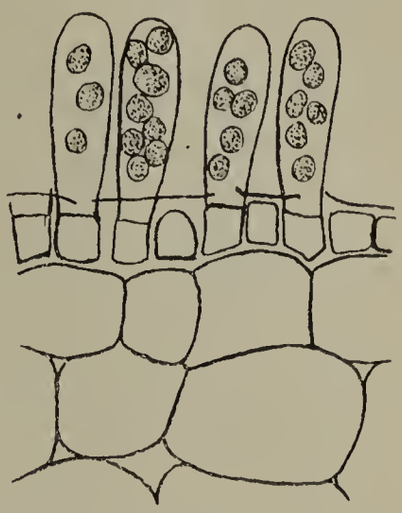


Fig. 50. Taphrina Crataegi (600/1).

31. *Taphrina bullata* Tul.

Exoascus bullatus Fuckel. p. p.

Oidium bullatum Berk. et Br.

Ascomyces bullatus Berk.

Ascosporium bullatum Berk.

Verursacht auf Pirus communis L. und Pirus japonica Thunb. blasige Auftreibungen der Blätter.

Das subcuticulare Mycel perennirt nicht; es breitet sich in den Blättern aus und erzeugt ein dichtes, subcuticulares Hymenium.

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzellen sind unten nicht zugespitzt, 10—15 μ hoch und 8—9 μ breit.

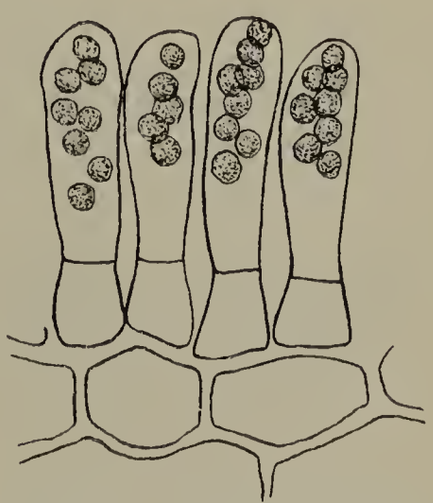


Fig. 51. Taphrina bullata (nach Sadebeck) (600/1).

Die Asken sind keulenförmig, 36—40 μ lang und 8—9 μ dick.

Der Durchmesser der Sporen beträgt ca. 5 μ, zuweilen tritt reichliche Conidiensprossung im Askus ein.

Der Pilz ist in ganz Mitteleuropa südlich bis in Italien, nordwärts bis Dänemark und Skandinavien beobachtet worden. Mai, Juni.

b) Auf Pruneen. Nr. 32—44.

32. *Taphrina deformans* Tul.

Exoascus deformans Fuckel.

Ascomyces deformans Berk.

Verursacht an Amygdalus Persica L. (und Amygdalus communis L.) Kräuselung und Verschwellung der Blätter. Die befallenen Blattstellen zeigen eine bleiche schwach röthliche oder gelbliche Farbe.

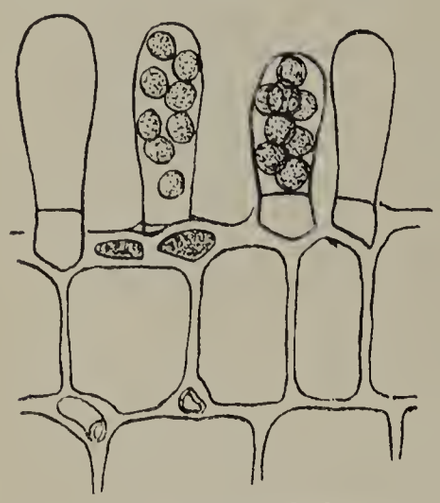


Fig. 52. Taphrina deformans. (600/1).

Das intercellulare Mycel überwintert in den Sprossachsen und bildet in den Blättern zusammenhängende subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind 6—8 μ hoch und 6—10 μ breit und häufig nach unten zugespitzt.

Die Asken sind keulenförmig bis fast cylindrisch, 25—40 μ lang, 8—11 μ breit.

Die Sporen sind rund oder oval und 3—4 μ breit, bisweilen sind statt der normalen acht nur vier grössere Sporen entwickelt.

Der Pilz ist verbreitet in Mitteleuropa von Italien nördlich bis Dänemark und in Nordamerika. Mai, Juni.

33. *Taphrina minor.* Sadeb.

Exoascus minor. Sadeb.

Verursacht auf Prunus Chamaecerasus Ehrh. Sprossdeformationen und röthliche, unten weissbereifte Blattflecke.

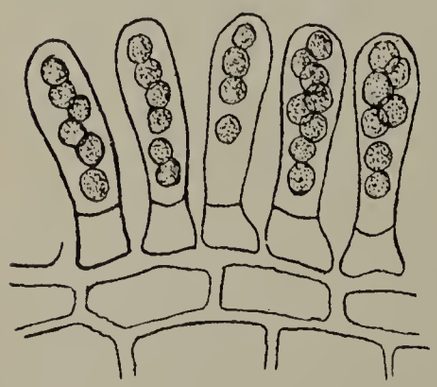


Fig. 53. Taphrina minor (nach Sadebeck) (600/1).

Das subcuticulare Mycel überwintert in den Knospen und erzeugt an der Blattunterseite zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind gewöhnlich an der Basis etwas verbreitert, 8—10 μ hoch, 6—10 μ breit.

Die Asken sind keulenförmig bis cylindrisch, 18—35 μ lang, 6—8 μ breit.

Die Sporen sind 6—7 μ lang, und ca. 5 μ breit.

Der Pilz wurde bis jetzt nur bei Hamburg beobachtet.

34. *Taphrina Insititiae* Johans.

Syn.: Exoascus Insititiae Sadeb.

Verursacht an Prunus Insititia L., Prunus domestica L. und Prunus pennsylvanica L. Hexenbesen und unterseits grauweiss bereifte Flecken an den Blättern.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet an der Unterseite der Blätter eine zusammenhängende, subcuticulare Hymenialschicht.

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzellen sind 6—8 μ hoch und 7—10 μ breit, nach unten bisweilen spitz zulaufend.

Die Asken sind keulenförmig bis fast cylindrisch, 25—30 μ lang und 8—10 μ breit.

Die Sporen sind etwa 3,5 μ im Durchmesser. Conidiensprossung ist nur sehr selten zu beobachten.

In Mitteleuropa kommt der Pilz zerstreut auf Prunus domestica und Prunus Insititia vor, in Nordamerika ist er bisher nur auf Prunus pennsylvanica beobachtet worden.

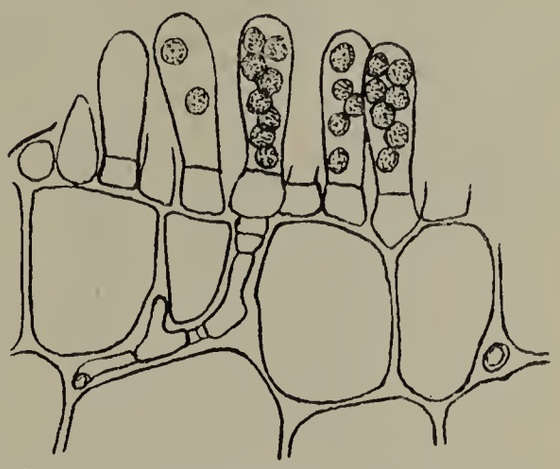


Fig. 54. Taphrina Insititiae (600/1).

35. *Taphrina decipiens* (Atkinson).

Exoascus decipiens Atkinson.

Verursacht auf Prunus americana Marsh. Deformationen der Sprosse und Blätter.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet an der Unterseite der Blätter subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind meist etwas breiter als die Asken, gewöhnlich unten abgerundet, seltener zugespitzt. Sie sind 6—13 μ hoch und 7—12 μ breit.

Fig. 55. Taphrina decipiens (nach Atkinson) (600/1).

Die Asken sind unregelmässig keulenförmig, oft fast cylindrisch, oben abgerundet oder stumpf, 20—40 μ lang, 7—10 μ breit.

In den Asken tritt häufig Conidienbildung ein.

Der Pilz ist nur aus Nordamerika bekannt.

Var. superficialis Atkinson befällt die jungen Früchte und verursacht Hypertrophie derselben. Die Varietät wurde gleichfalls nur in Nordamerika beobachtet.

36. *Taphrina Cerasi* Sadeb.

Exoascus Cerasi Sadeb.

Exoascus deformans β Cerasi Fuckel.

Exoascus Wiesneri Rathay pro parte.

Taphrina Gilgii P. Hennings et Lindau.

Verursacht an Prunus Cerasus L., Prunus avium L. und Prunus Chamaecerasus Hexenbesen und Blattdeformationen. Die deformirten Blätter sind runzelig, verkrümmt und unterseits mit weisslichem Reif überzogen.

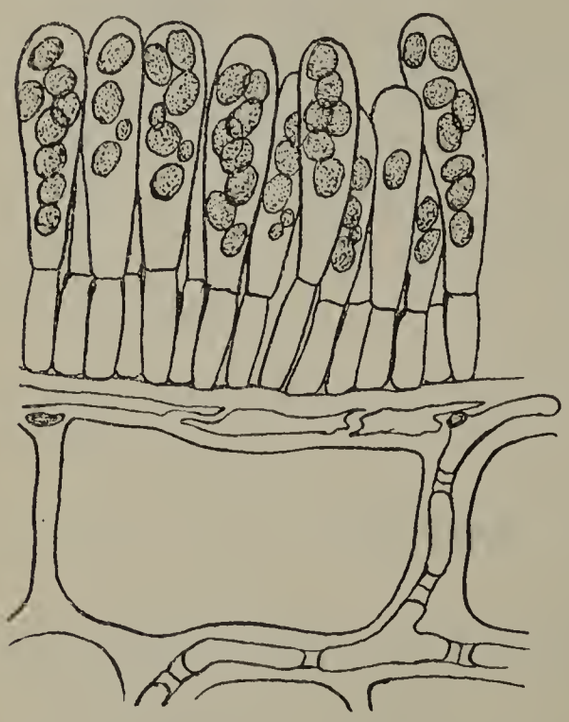


Fig. 56. Taphrina Cerasi (600/1).

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet vorwiegend oder ausschliesslich an der Unterseite der Blätter subcuticulare, zusammenhängende Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzellen sind 10—17 μ hoch, 5—8 μ, in einzelnen Fällen nur gegen 3 μ breit.

Die Asken sind keulenförmig bis fast cylindrisch, 30—50 μ hoch und 7—10 μ breit.

Die Sporen sind oval, 6—9 μ lang, 5—7 μ breit. Conidiensprossung tritt bisweilen ein.

Fig. 57. Taphrina Pruni (600/1).

Der Pilz kommt in Mitteleuropa von den Alpen nördlich bis zu der skandinavischen Halbinsel an beiden Wirthspflanzen vor, in Nordamerika ist derselbe bisher nur an verwilderten Exemplaren von Prunus avium beobachtet worden. Mai, Juni.

37. *Taphrina Pruni* Tul.

Exoascus Pruni Fuckel.

Verursacht auf Prunus domestica L. die als Taschen oder Narren bezeichneten Deformationen des Fruchtknotens.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet in den jungen Fruchtknoten zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzelle ist 10—20 μ hoch und bis 8 μ breit, am untern Ende gerade oder abgerundet, selten ein wenig zugeschärft.

Der Askus ist schlank keulenförmig, bisweilen fast cylindrisch, 30—60 μ lang, 8—15 μ breit. Die ovalen Sporen sind 4—5 μ im Durchmesser, bisweilen tritt im Askus hefeartige Sprossung ein.

Der Pilz ist in Mitteleuropa und Nordamerika häufig. Juni, Juli.

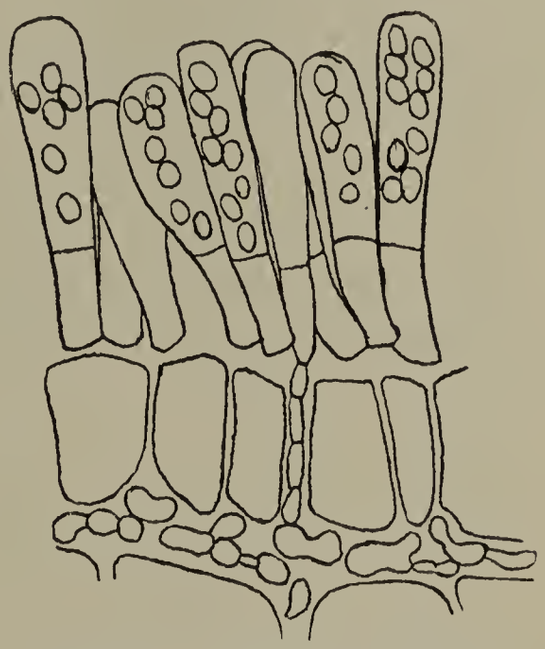


Fig. 58. Taphrina mirabilis (nach Atkinson) (600/1).

38. *Taphrina mirabilis* (Atkinson).

Exoascus mirabilis Atkins.

Verursacht auf Prunus angustifolia Marsh., Prunus hortulana L. H. Bailey und Prunus americana Marsh. Deformationen der Laubknospen, junger Zweige und Früchte.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet subcuticulare Hymenien an den Früchten und Zweigspitzen.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind meist an der Basis flach abgerundet oder gerade, 10—18 μ hoch und 5—8 μ breit.

Die Asken sind keulenförmig, oben flach abgerundet oder stumpf 25—45 μ lang und 8—10 μ breit.

Die Sporen sind eiförmig.

Der Pilz ist in Nordamerika beobachtet worden.

Fig. 59. Taphrina Farlowii (nach Atkinson) (600/1).

39. *Taphrina Farlowii* Sadeb.

Exoascus Farlowii Sadeb.

Exoascus varius Atkinson.

Verursacht auf Prunus serotina L. Deformationen der Blätter, der Sprossspitzen und der Blüthenhüllen und Taschenbildung der Früchte.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet in den Früchten zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzelle ist 12—20 μ hoch und 8—12 μ breit, am untern Ende meist gerade, selten stumpf zugespitzt. Sie dringen nicht zwischen die Epidermiszellen ein.

Die Asken sind keulenförmig, oben abgerundet oder stumpf. Ihre Länge beträgt 20—33 μ, ihre Breite 8—12 μ.

Die Sporen sind kugelig und 3—4 μ im Durchmesser. Conidiensprossung tritt häufiger ein.

Der Pilz ist in Nordamerika verbreitet.

40. *Taphrina confusa* (Atkinson).

Exoascus confusus Atkinson.

Verursacht auf Prunus virginiana L. Deformationen der Früchte und der Blüthenhüllen.

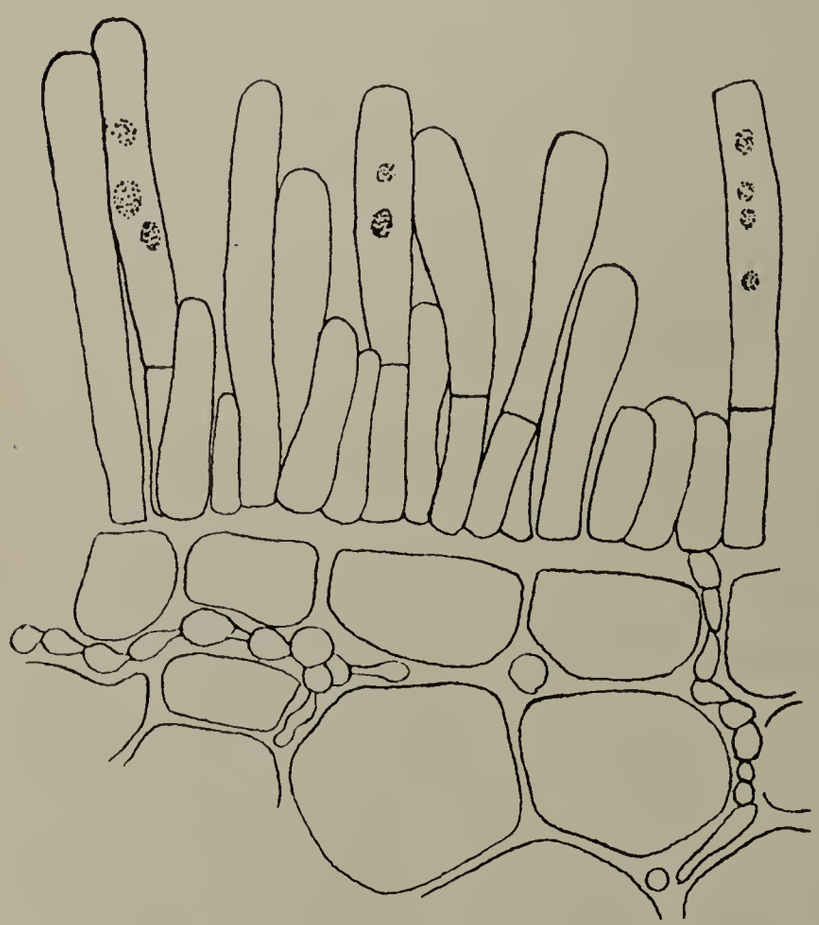


Fig. 60. Taphrina confusa (nach Atkinson) (600/1).

Das intercellulare Mycel perennirt in den Zweigen und bildet in den Früchten und bisweilen auch an den Blüthen subcuticulare Hymenien.

DieSporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind cylindrisch, nach unten nicht oder doch nur unbedeutend verschmälert, an der Basis gerade oder flach abgerundet. Sie sind 15—30 μ hoch, 6—10 μ breit.

Die Asken sind keulenförmig bis schlank cylindrisch, 30—50 μ lang und 8—12 μ breit.

In den Asken findet Conidiensprossung statt.

Der Pilz ist bisher nur in Nordamerika beobachtet worden.

41. *Taphrina Rostrupiana* (Sadeb.).

Exoascus Rostrupianus Sadeb.

Verursacht auf Prunus spinosa L. Taschenbildung der Früchte.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet in den jungen Fruchtknoten zusammenhängende subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt, die Stielzelle ist von wechselnder Gestalt, sie wird 10—16 μ hoch und 1,5—6 μ breit und ist am untern Ende verschmälert.

Die Asken sind schlank keulenförmig, fast cylindrisch, 35—50 μ lang, 6—8 μ breit.

Die ovalen Sporen sind 6—7 μ lang und 3—4 μ breit. Sie sind meist zu acht im Askus vorhanden. Conidiensprossung im Askus ist selten.

Der Pilz ist bisher nur in Mitteleuropa beobachtet worden, und ist im Süden bis nach Norditalien, im Norden bis nach Skandinavien ausgebreitet.

Fig. 61. Taphrina Rostrupiana (nach Sadebeck) (600/1).

42. *Taphrina communis* (Sadeb.).

Exoascus communis Sadeb.

Verursacht auf Prunus maritima Wang, Prunus pumila L., Prunus americana Marshall und Prunus nigra Aiton Taschenbildung der Früchte.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Achsen und bildet in den jungen Früchten zusammenhängende, subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzelle ist 15—25 μ hoch und 3—6 μ breit, gewöhnlich unten verschmälert.

Die Asken sind keulenförmig, 25—45 μ lang und 6—10 μ breit.

Die kugeligen bis eirunden Sporen sind 5 μ lang und 3—4 μ breit, häufig findet Conidiensprossung im Askus statt.

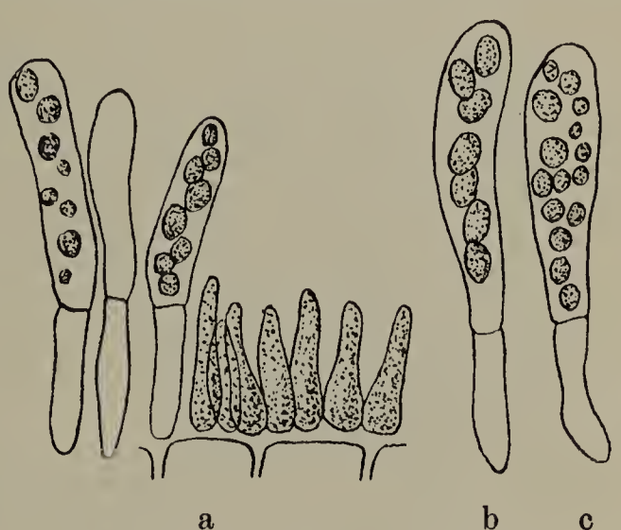


Fig. 62. Taphrina communis (nach Sadebeck) (600/1).
a auf Prunus americana,
b auf Prunus pumila,
c auf Prunus maritima.

Der Pilz ist nur in Nordamerika gefunden worden.

43. *Taphrina longipes* (Atkins.).

Exoascus longipes Atkinson.

Verursacht an Prunus americana Marsh. Deformation der Früchte.

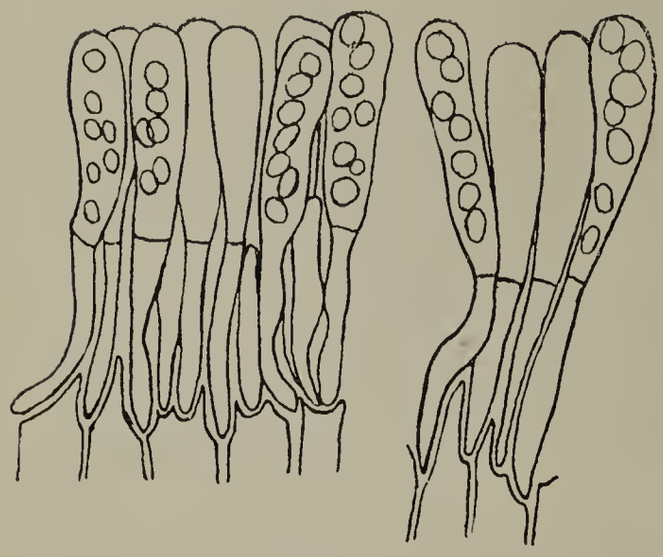


Fig. 63. Taphrina longipes (nach Atkinson) (600/1).

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet an den jungen Früchten subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind nach unten verschmälert und dringen zwischen die Epidermiszellen ein. Ihre Höhe beträgt 25—35 μ, ihre Breite 3—5 μ.

Die Asken sind keulenförmig, oben flach abgerundet oder stumpf, 30—40 μ lang, 7—10 μ breit.

Die Sporen sind kugelig oder eiförmig, 3—4 μ im Durchmesser.

Der Pilz kommt in Nordamerika vor.

44. *Taphrina rhizipes* (Atkinson).

Exoascus rhizipes Atkinson.

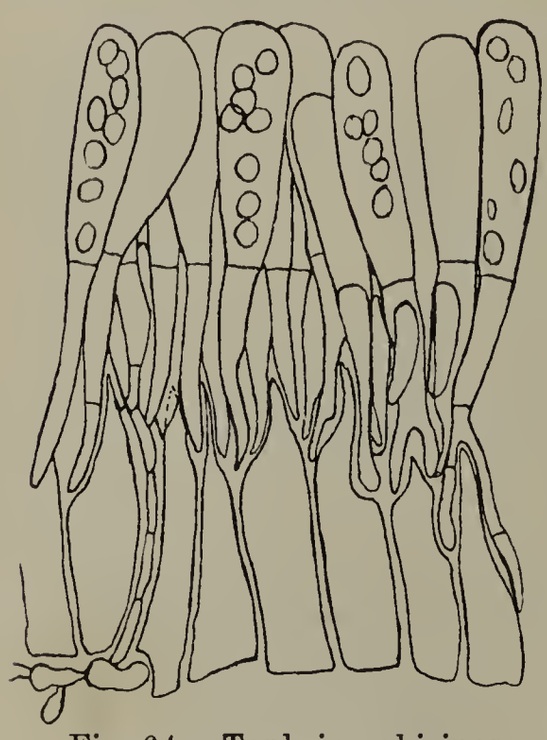


Fig. 64. Taphrina rhizipes (nach Atkinson) (600/1).

Verursacht an Prunus triflora Roxburgh Deformationen der Laubknospen und Früchte.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet an den jungen Früchten und Knospen subcuticulare Hymenien.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind sehr lang, häufig rhizoidartig verzweigt und dringen weit zwischen die Epidermiszellen hinein. Bisweilen treten in ihnen Querwände auf. Ihre Höhe beträgt 25—40 μ, ihre Breite 3—5 μ.

Die Asken sind keulenförmig, 30—40 μ lang und 8—10 μ breit. Auch aus ihrem untern Ende entspringen bisweilen rhizoidartige Verzweigungen.

Der Pilz ist in Nordamerika gefunden worden.

Nicht berücksichtigt wurde: Exoascus cecidomophilus Atkinson auf Insectengallen der Früchte von Prunus virginiana L.

c) Auf Potentilleen. Nr. 45.

45. *Taphrina Potentillae* Johans.

Exoascus deformans Fuck. var. Potentillae Farl.

Taphrina Tormentillae Rostr.

Magnusiella Potentillae Sadeb.

Verursacht auf Potentilla silvestris Neck., Potentilla canadensis L. und Potentilla geoïdes M. B. gelbröthliche Flecke und Auftreibungen an Stengeln und Blättern.

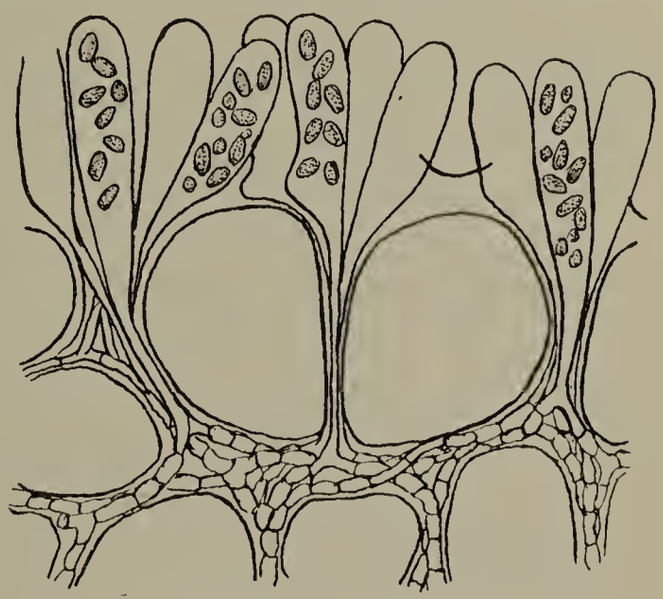


Fig. 65. Taphrina Potentillae (600/1).

Das Mycel perennirt nicht. Es breitet sich intercellular in den befallenen Theilen aus. Von den unter der Epidermis verlaufenden Hyphen wachsen die einzelnen Zellen zu seitlichen Aesten aus, welche an die Oberfläche emporbringen und direct zu Sporenschläuchen werden.

Stielzellen werden nicht abgetrennt.

Die Asken sind schlank, keulenförmig, oben abgerundet, nach unten in einem langen, schmalen Basaltheil ausgezogen. Ihre Länge beträgt 40—60 μ, ihre Breite bis 10 μ.

Die Sporen sind eiförmig, 5—8 μ lang und 4 μ breit.

Der Pilz wurde bisher in Mitteleuropa von den Alpen bis Skandinavien an vereinzelten, weit getrennten Standorten und in Nordamerika beobachtet. Juni bis August.

D) Der Aesculi-Stamm.

Nr. 46—49.

Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch, oben gerade oder abgerundet. Die hieher gehörenden Arten schmarotzen auf Eucycliern.

a) Auf Sapindaceen. Nr. 46.

46. *Taphrina Aesculi* (Ellis & Everhardt).

Ascomyces deformans Berk. f. Aesculi Ellis & Everh. (North Amer. Fungi II. Serie 1887).

Verursacht auf Aesculus californica Nutt. Hexenbesen, sowie Verkrümmung und Verfärbung der Blätter.

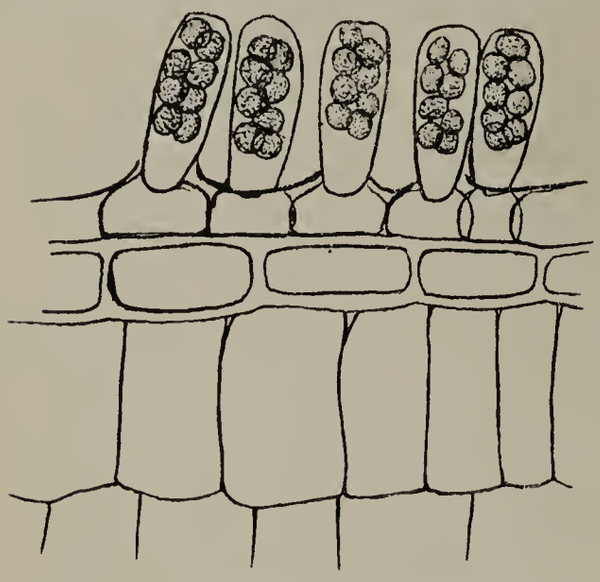


Fig. 66. Taphrina Aesculi (600/1).

Das intercellulare Mycel perennirt im Innern der Sprossachsen und bildet dichte, subcuticulare Hymenien auf beiden Blattseiten.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind querbreiter, 5—8 μ hoch und bis 15 μ breit.

Die Asken sind plump cylindrisch bis fast keulenförmig, oben flach abgerundet, 25—30 μ lang und gegen 9 μ breit.

Die Sporen sind kugelig bis eiförmig, ca. 4—5 μ im Durchmesser.

Der Pilz wurde bisher nur in Californien gesammelt.

b) Auf Anacardiaceen. Nr. 47.

47. *Taphrina purpurascens* Robins.

Exoascus purpurascens Sadeb.

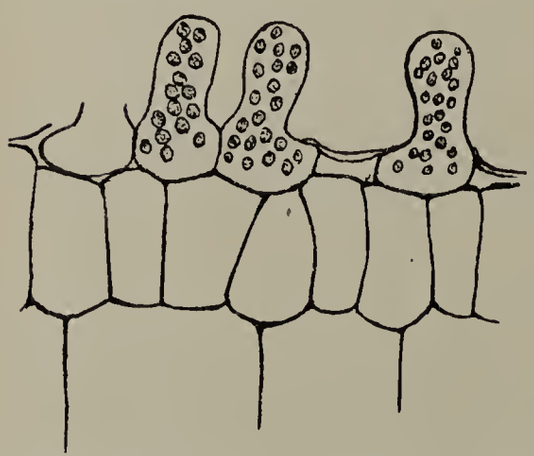


Fig. 67. Taphrina purpurascens (600/1).

Ascomyces deformans Berk. var. purpurascens Ellis & Everhart.

Verursacht auf Rhus copallina L. Blattdeformationen. Die Blätter sind blasig aufgetrieben und purpurroth gefärbt.

Das intercellulare Mycel perennirt in den Sprossachsen und bildet in den Blättern eine lockere, subcuticulare Hymenialschicht.

Eine Stielzelle ist an den Sporenschläuchen nicht abgetrennt.

Die Sporenschläuche sind in ihrem oberen Theil plump cylindrisch bisweilen nach der Mitte eingezogen, oben abgerundet, nach unten gehen sie in einen querbreiten Fuss über. Ihre Länge beträgt 24—32 μ, ihre grösste Breite im obern Theil 9—14 μ, in dem Fuss 9—21 μ.

Die elipsoidischen Sporen sind 3,5—5 μ lang und 2,5—4 μ breit. Conidiensprossung tritt frühzeitig ein.

Der Pilz ist bisher mit Sicherheit nur in Nordamerika nachgewiesen worden.

c) Auf Acerineen. Nr. 48—49.

48. *Taphrina acericola* Massal.

Verursacht auf Acer campestris L. und Acer Pseudoplatanus L. Blattflecke.

Das Mycel perennirt nicht. Es breitet sich in den Blättern subcuticular aus und bildet ein zusammenhängendes subcuticulares Hymenium.

Die Sporenschläuche sind gestielt. Die Stielzellen sind querbreiter, unten eben, 4—7 μ hoch und 10—15 μ breit.

Die Asken sind plump cylindrisch bis keulenförmig und ragen nach unten etwas in den Raum der Stielzelle vor. 16—26 μ lang und 6—8 μ breit.

Die Sporen messen 2,5—3,5 μ.

Der Pilz wurde bisher nur in Italien beobachtet.

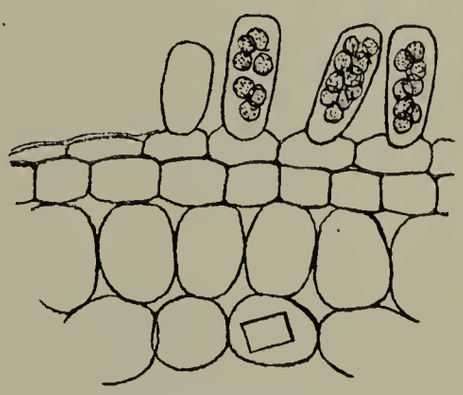


Fig. 68. Taphrina acericola (600/1).

49. *Taphrina polyspora* Johans.

Ascomyces polysporus Sorokin.

Exoascus Aceris Linhart.

Verursacht auf Acer tataricum L. unregelmässige röthlich braune bis schwärzliche Blattflecke.

Das subcuticulare Mycel perennirt in den Knospen. Es verbreitet sich vorwiegend an der Oberseite der Blätter und bildet Gruppen von askogenen Zellen, welche zu einem mehr oder minder dichten, subcuticularen Hymenium zusammenschliessen.

Fig. 69. Taphrina polyspora (nach Johanson) (600/1).

Eine Stielzelle wird nicht gebildet.

Die Sporenschläuche sind plump cylindrisch und beiderseits flach abgerundet. 33—47 μ lang und 12—17 μ breit.

Die Sporen haben 4—5 μ im Durchmesser.

Meist sind die reifen Schläuche mit zahlreichen kleinen Sprossconidien erfüllt.

Der Pilz ist bisher in Südrussland, Ungarn, im östlichen Deutschland und Skandinavien beobachtet worden. Juni.

Nicht berücksichtigt wurde Ascomyces letifer Peck. auf Acer spicatum. (Peck. Ch. H. Fortieth annual report of the N. York State Museum of Nat. Hist. 1886.)

II. Gattung Magnusiella.

Nr. 50—51.

Die Sporenschläuche sind sackförmig, eirund oder fast kugelig.

50. *Magnusiella Githaginis* Sadeb.

Taphrina Githaginis Rostr.

Verursacht auf Agrostemma Githago L. gelbliche Flecken an Spross und Blättern.

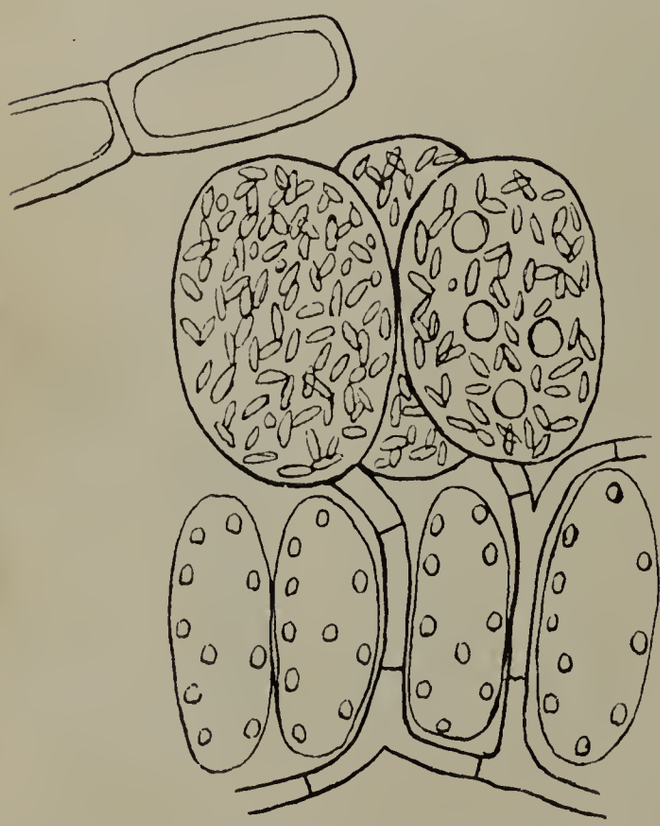


Fig. 70. Magnusiella Githaginis (nach Rostrup) (600/1).

Das Mycel perennirt nicht. Es durchzieht intercellular alle Theile der Wirthspflanze und bildet sowohl am Stengel als an den Blättern subepidermale Lager von Sporensäcken, welche sich aus den Endzellen aufsteigender Fadenäste entwickeln.

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt. Die Sporensäcke sind elipsoidisch, 48—58 μ lang und 30—45 μ breit.

Die Sporensäcke sind früh mit länglichen Sprossconidien erfüllt, welche 4—6 μ lang und 2—3 μ breit sind.

Der Pilz wurde bisher nur in Dänemark beobachtet.

51. *Magnusiella Umbelliferarum* Sadeb.

Taphrina Oreoselini Massalongo.

Taphrina Umbelliferarum Rostr.

Verursacht auf Heracleum Sphondylium L., Peucedanum palustre Mnch. und Peucedanum Oreoselinum Mnch. unregelmässige, graubereifte Blattflecken.

Das Mycel perennirt nicht. Es breitet sich hauptsächlich dem Verlauf der Nerven folgend intercellular im Blattgewebe aus und bildet vorwiegend an der Blattoberseite unter der Epidermis eine lockere Schicht von askogenen Zellen, welche die Endzellen aufsteigender Mycelfäden sind.

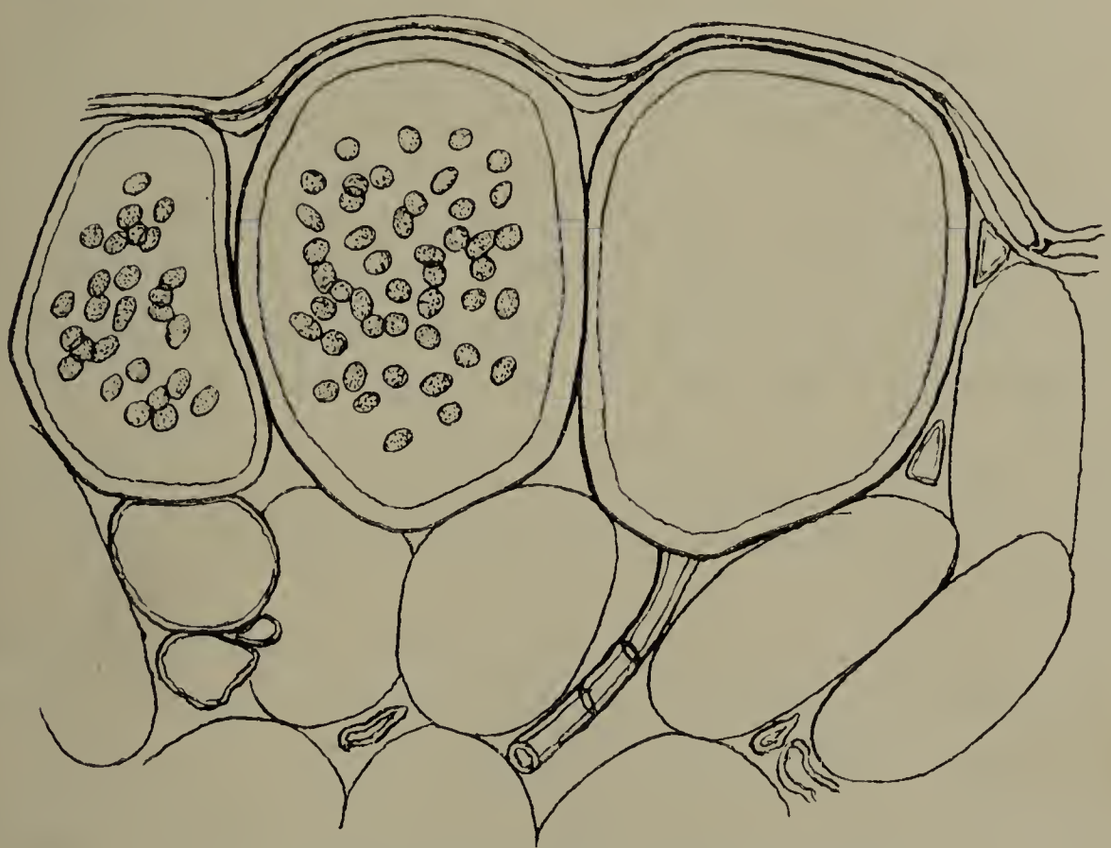


Fig. 71. Magnusiella Umbelliferarum (600/1).

Eine Stielzelle wird nicht abgetrennt.

Die Sporensäcke sind sackförmig, eirund, 45—75 μ lang, 26—60 μ breit.

Der Inhalt der Sporensäcke wird bei der Reife von zahlreichen runden oder länglichen Sprossconidien gebildet, deren Dimensionen sich innerhalb der Grenzen 2—7 μ bewegen.

Der Pilz ist in Mitteleuropa, in Italien, Süddeutschland, Dänemark an vereinzelten weit getrennten Standorten aufgefunden worden.

Nicht berücksichtigt wurden Ascomyces fulgens Clarke (Grevillea VIII p. 97 f). — Taphrina candicans Sacc. auf Teucrium Chamaedrys (Michelia I p. 118). — Taphrina Inglandis Berk. auf Inglans nigra (Comes, Le crittogame parasite etc. Napoli 1882 p. 234).

Ueber die Bedingungen der Conidienbildung bei Russthaupilzen.

Von

W. Schostakowitsch.

Man bezeichnet mit dem Namen „Russthau“ eine Pflanzenkrankheit, die vorzüglich an Holzgewächsen vorkommt, und sich darin äussert, dass meistens die Oberfläche der Blätter, manchmal auch die der Zweige, mit schwarzen krustenartigen Ueberzügen bedeckt ist. Diese Krusten lassen sich leicht von der Oberfläche abheben. Bei näherer Untersuchung der Schnitte der befallenen Blätter stellt sich heraus, dass die Epidermis der Blätter vollkommen intact bleibt, d. h. die Mycelfäden nur an der Oberfläche kriechen und nicht in das Blattgewebe eindringen. Der „Russthau“ ist also kein Parasit. Demgemäss ist er für die befallene Pflanze im allgemeinen nicht schädlich, höchstens kann er indirect durch Verminderung der Assimilationsthätigkeit der Blätter wegen seiner Undurchdringlichkeit für Licht von Schaden sein.

Einige Pflanzen, z. B. Hopfen [1]), leiden durch „Russthau“ wahrscheinlich wegen seiner massenhaften Entwickelung zu krustenartigen Ueberzügen.

Nach Frank (l. c. p. 567—568) befällt „Russthau“ fast sämmtliche einheimische Holzgewächse. Er kommt z. B. vor auf Rüstern Linden, Eichen, Pappeln, Rosen, Kastanien etc.

Ungeachtet seiner allgemeinen Verbreitung ist der „Russthau“ sehr wenig untersucht worden. Der „Russthau“ ist bis zu einem gewissen Grade eine Sammelstelle für manche wenig bekannte schwarze oder braune Pilze. Zu den wichtigsten Russthaupilzen gehören hauptsächlich Fumago, Hormodendron, Cladosporium, Pleospora, Dematium und Coniothecium, von welchen Pilzen Fumago die wichtigste Rolle spielt. Wie schon erwähnt, wachsen diese Pilze gemeinschaftlich und bilden zusammen die schwarze Kruste, oder sie treten einzeln auf, was besonders von Cladosporium und Hormodendron gilt.

Die letzten zwei Pilze gehören zu den überall verbreiteten gewöhnlichsten Schimmelpilzen. Sie wachsen meistens saprophytisch auf den im Absterben begriffenen Pflanzentheilen und bilden schwarze oder braune Flecken.

Nach vielen Litteraturangaben können diese Pilze auch parasitisch auftreten, besonders in feuchten Jahren, und dann für manche Culturgewächse von bedeutendem Schaden sein.

---

1) Frank, Krankheiten der Pflanze, 1880, p. 574.

So berichtet z. B. Galloway[1]), dass in Amerika die Pfirsiche und Reben viel von Cladosporium viticolum leiden.

Dasselbe hat S. Arthur[2]) für Gurken constatirt. Nach der Beobachtung von Rostrup erwies sich Cladosporium graminis als Parasit, welcher die Blätter vieler Gramineen angreift und ihr Welken bewirkt.

Neuerdings hat E. Janczewsky[3]) Cladosporium als Parasit auf Getreide gefunden und die Art und Weise der Infection genau beobachtet und beschrieben.

Brunne[4]) hat eine neue Species von Hormodendron — Hormodendron Hordei — untersucht, welche auf Gerste auftritt und ganze Felder zu Grunde richtet.

Ausser zahlreichen kleinen Berichten über das Auftreten der Russthaupilze auf verschiedenen Pflanzen gibt es noch einige grössere Arbeiten über ihre Entwickelung. Einige Forscher, welche sich mit diesen Pilzen eingehend beschäftigt haben, sind zu dem Schlusse gekommen, dass sie in genetischem Zusammenhang stehen.

Schon Löw[5]), der ausführlich den Bau und die Entwickelungsgeschichte der Conidien von Hormodendron und Dematium beschrieben hat, wies darauf hin, dass die Conidien dieser Pilze sehr viel Aehnlichkeiten aufweisen.

Laurent[6]) hebt als Hauptergebniss seiner Untersuchungen hervor, dass Cladosporium herbarum in einem merkwürdigen Grade polymorph ist, indem zu Cladosporium ausser den Pilzformen, welche unter dem Namen Hormodendron und Dematium bekannt sind, noch zwei Arten von echten Hefepilzen gehören. Nach der Auffassung von Laurent ist Dematium nichts anderes als eine, durch die Lichtwirkung abgeschwächte Form von Cladosporium. Die Culturen von Cladosporium, die dem Lichte ausgesetzt wurden, gingen nach Laurent in die Dematiumform über.

Der umgekehrte Versuch, Dematium in Cladosporium umzuwandeln, ist nicht gelungen.

---

1) Notes Journal of Mycologie. Washing. 1889.

2) Bull. of the Agricultur Experiment station of Indiana N. 19, 1889.

3) Cladosporium herbarum i jego najpospolitsze na zbozu towarzysze, 1894.

4) Hormodendron Hordei (Beitr. zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen 4. Heft 1894).

5) Pringsheim's Jahrbücher Bd. 6.

6) Recherches sur le Polymorphisme du Cladosporium herb. Annales de l'Institut Pasteur Voll. II, 1888.

Costantin[1]) spricht sich auch für den Zusammenhang von Dematium, Cladosporium und Hormodendron aus.

Janczewsky[2]) behandelt in seiner Arbeit den Bau und die Entwickelungsweise der erwähnten Pilze und beschreibt die Perithecien von Cladosporium unter dem Namen „Sphaerella Tulasnei".

Er führt als Argumente für die Zusammengehörigkeit dieser drei Pilze an: 1. die morphologische Aehnlichkeit ihrer Conidien und 2. die Thatsache, dass die von ihm auf Getreide gefundenen und als unentwickelte Perithecien von Cladosporium gedeuteten Sclerotien in Nährlösungen entweder Cladosporium oder Hormodendron bilden. Doch hat Janczewsky nie in seinen Culturen die Umwandlung von Hormodendron in Cladosporium und umgekehrt beobachtet.

Nach Frank (l. c. p. 570) gehört auch Coniothecium zu Cladosporium. Auf Seite 570 ist Coniothecium abgebildet, das einen Conidienträger von Cladosporium trägt. Schliesslich sei hier die früher sehr allgemein verbreitete Ansicht erwähnt, dass Pleospora herbarum im genetischen Zusammenhange mit Cladosporium steht.

Wenn man alles, was nach diesen Angaben zu Cladosporium gehören soll, zusammenstellt, so bekommt man einen recht merkwürdigen Fall von Polymorphismus.

Cladosporium ist nämlich im Stande, in folgenden Formen aufzutreten: in Cladosporium, Hormodendron, Dematium, Coniothecium, Pleospora und noch zwei Hefearten, d. h. Cladosporium hat sieben verschiedene Formen. In dieser Vielgestaltigkeit wird er nur von Fumago übertroffen, indem Fumago nach den Untersuchungen von Zopf (Die Conidienfrüchte von Fumago Nova Acta Acad. Bd. 40 1878) zwölf verschiedene Formen bildet.

Die vorliegende Arbeit ist im botanischen Institut zu Basel ausgeführt worden nach dem Rath und unter der Leitung des Herrn Prof. Klebs, dem ich hier meinen herzlichsten Dank ausspreche für manche Belehrungen und Unterstützungen.

Die Arbeit hat einen doppelten Zweck: 1. eine möglichst definitive Entscheidung der Frage über Polymorphismus von Cladosporium und Fumago und 2. die Bestimmung der Bedingungen der Conidienbildung bei diesen Pilzformen.

Es seien hier noch einige Worte über die Methoden der Untersuchungen gesagt.

1) Sur les variations des Alternaria et des Cladosporium. Revue générale de Botanique 1889.

2) Cladosporium herbarum i jego najpospolitsze na zbozu towarzysze 1894.

Die Hauptbedingung bei solchen Arbeiten ist das Experimentiren mit absolut reinen Culturen. Man kann die Wichtigkeit dieser Bedingungen nicht genug betonen. Die vielen Irrthümer auf dem Gebiete der Mycologie sind nur durch unreine Culturen entstanden.

Der sicherste Weg, vollkommen reine Culturen zu bekommen, besteht darin, dass man in die betreffende Culturflüssigkeit nur eine Spore von dem untersuchten Pilz aussäet. Besonders schwierig ist das Isoliren der Pilze, welche zusammenwachsen, kleine und ziemlich ähnliche Conidien haben. Ich benützte dabei folgende Methode. Ich brachte die Sporen der zu untersuchenden Pilze in einen Tropfen Wasser und nahm unter dem Mikroskop mit Hilfe einer capillaren Pipette möglichst wenige Sporen heraus. Die genommenen Sporen brachte ich in einen neuen Wassertropfen, mischte sorgfältig und wiederholte das Verfahren so lange, bis in einem Tropfen nur eine Spore lag.

Die auf solche Weise hergestellten vollkommen reinen Culturen dienten als Ausgangsmaterial für alle Versuche. Da die lange Aufbewahrung der Culturen in reinem Zustande manche Schwierigkeiten bietet, so habe ich gewöhnlich nach zwei bis drei Wochen frische Reserveculturen gemacht. Die sämmtlichen Nährsubstrate wurden mittelst heissen Dampfes sterilisirt. Die Infection geschah durch Uebertragung einiger Sporen mit ausgeglühten Nadeln in das betreffende Substrat. Fast alle Pilze wurden in Petrischalen und Glasdosen cultivirt, was unmittelbare Beobachtung mit starken Vergrösserungen gestattete. Wenn es möglich war, dienten die Culturen auf den Objectträgern zur Controlle.

Cladosporium, Hormodendron und Dematium wurden auf Phaseolus-Früchten, Fumago auf Palmenblättern in dem botanischen Garten gefunden. Im nachfolgenden werden Cladosporium und Hormodendron, ferner Dematium und endlich Fumago einzeln besprochen.

Cladosporium herbarum Link und Hormodendron cladosporioides Sacc.

Die Conidien von Cladosporium herbarum stellen ein-, zwei- oder dreizellige ovale Körper vor. Die Länge der Conidien schwankt zwischen 10—25 μ. Ihre Membran ist mit Warzen bedeckt. Schon nach 5—6 Stunden nach der Aussaat im verdünnten Traubensaft zeigen die Conidien die ersten Anfänge der Keimung. Sie treiben, ohne merklich anzuschwellen, farblose, dicht mit feinkörnigem Protoplasma gefüllte Keimschläuche. Jede Zelle der Conidie ist im Stande, einen Keimschlauch zu bilden. Die Stelle, wo der Keimschlauch zum Vorschein kommt, ist noch vor dem Hervorbrechen des Schlauches,

als ein runder, heller, stark lichtbrechender Fleck bemerkbar. Es scheint, dass dieser Fleck keinen präexistirenden Keimporus darstellt. In zwei Tagen wächst der Keimschlauch zu dem reichverzweigten septirten Mycel aus. Bald bemerkt man an vielen Mycelfäden Seitenzweige, welche in die Luft wachsen. Es sind die Anlagen der Conidienträger. Die Bildung der Conidien fängt damit an, dass sich am abgerundeten Ende des Conidienträgers eine Ausstülpung, eine Art von Sterigma, bildet. Dieses Sterigma schwillt rasch an, nimmt elliptische Gestalt an und bildet sich auf solche Weise in eine Conidie um. Bald nachher bräunt sich die Membran der Sporen; an der Oberfläche bilden sich Warzen. Die junge Conidie theilt sich quer durch eine oder zwei Wände und stellt jetzt die reife Spore dar. Neben dieser jungen Conidie kommt bald am angeschwollenen Ende des Conidienträgers ein neues Sterigma zum Vorschein, das auch zur Spore anschwillt. An den apicalen Enden der Conidien entstehen neue Sterigmen und Sporen. Da die Sterigmen auch seitlich an den Conidien entstehen können, so bilden sich auf diese Weise verzweigte Ketten von Conidien. Nach der Erzeugung von mehr oder weniger Conidien, sprosst aus dem Scheitel des Conidienträgers wieder ein Sterigma hervor, das sich allmählich verdickt, keine Conidien erzeugt, sondern weiter wächst, die gebildeten Sporen zur Seite schiebt, und jetzt die Forsetzung des Conidienträgers vorstellt. Nach einiger Zeit wiederholen sich die Conidienabschnürungen am Ende des durchgewachsenen Conidienträgers und eine neue Durchwachsung erfolgt. Die Conidienträger von Cladosporium besitzen also die Eigenschaft, unbegrenzt fortzuwachsen und neue Etagen von Conidien zu produciren. Es sei hier bemerkt, dass Janczewsky zum ersten Male auf diese Eigenschaft der Conidienträger hingewiesen. Er war überhaupt der Erste, der ganz richtig die Entstehung der Cladosporiumconidien beobachtete.

Fig. 1. Junger Conidienträger von Cladosporium. (790/1).

Gleichzeitig mit der Reife der Conidien geht eine Veränderung des Mycels vor sich.

Die Wände der alten Mycelfäden verdicken sich, werden braun bis braunschwarz. Es treten in ihrem Inhalt Oeltröpfchen auf und das Mycel geht in den Dauerzustand über. Die von mir angestellten Versuche haben gezeigt, dass solche braune Mycelstücke selbst nach dreitägigem Austrocknen bei

30° C. ihre Lebensthätigkeit nicht verlieren, sondern, in verdünnten Traubensaft gebracht, auskeimen und dünne zarte Fäden bilden.

Hormodendron cladosporioides Sacc.

war zuerst von Fresenius in seiner Arbeit: Mycologische Beiträge (p. 21—23) unter dem Namen Penicillium cladosporioides beschrieben. Nachher hat Löw [1]) eingehend die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Conidien von Hormodendron untersucht. Der Name Hormodendron, unter dem jetzt der Pilz bekannt ist, wurde von Saccardo eingeführt. Die Conidien von Hormodendron sind von zweierlei Art: entweder lange (bis zu 30 μ) zwei- bis fünfzellige oder fast runde kleinere (5 μ) Gebilde von brauner Farbe. Ihre Membran ist glatt. Bei der Keimung treiben die Conidien — die einzelligen immer einen, die mehrzelligen zwei oder mehrere — septirte Keimschläuche. In verdünntem Traubensaft erheben sich nach zwei bis drei Tagen vom Mycel die zahlreichen Conidienträger, welche stark positiv heliotropisch sind.

In diesem Entwickelungsstadium ist es unmöglich, die Hormodendron-Culturen von denjenigen des Cladosporium zu unterscheiden. Die Conidien entstehen auch auf sehr kleinen Sterigmen, die später verschwinden. Am Ende des Conidienträgers bilden sich gewöhnlich drei Conidien, welche stark in die Länge wachsen und sich durch einige Querwände theilen. Jede Conidie bildet an ihrem apicalen Ende gewöhnlich wieder drei ziemlich lange Conidien, die ihrerseits mehrere kleinere ovale Conidien in der apicalen Reihenfolge produciren.

Das auf solche Weise entstandene reich verzweigte Conidienbüschel hat auffallende Aehnlichkeit mit einem Baum. Die Conidienträger von Hormodendron werden durch die Bildung dieser Masse von Sporen erschöpft und sind nicht im Stande durchzuwachsen, ähnlich denjenigen von Cladosporium. Das alte Mycel von Hormodendron geht auch in den Dauerzustand über.

Schon aus dieser kurzen Beschreibung tritt die auffallende Aehnlichkeit von Cladosporium und Hormodendron hervor. Als Unterschied des Cladosporium von Hormodendron lassen sich nur seine durchwachsenen Conidienträger und die mit Warzen bedeckten Membranen anführen. Aber diese Unterschiede sind sehr unbedeutend und desswegen ist die oft ausgesprochene Ansicht über die Zusammengehörig-

---

1) Zur Entwickelungsgeschichte von Penicillium. Pringsheim's Jahrb. Bd. 7.

keit erklärlich. In Bezug auf das Verhalten von Hormodendron und Cladosporium können folgende zwei Möglichkeiten in Betracht kommen.

Entweder sind beide Pilze vollkommen selbständig oder es stellt Hormodendron nur eine durch gewisse äussere Bedingungen hervorgerufene Form von Cladosporium dar.

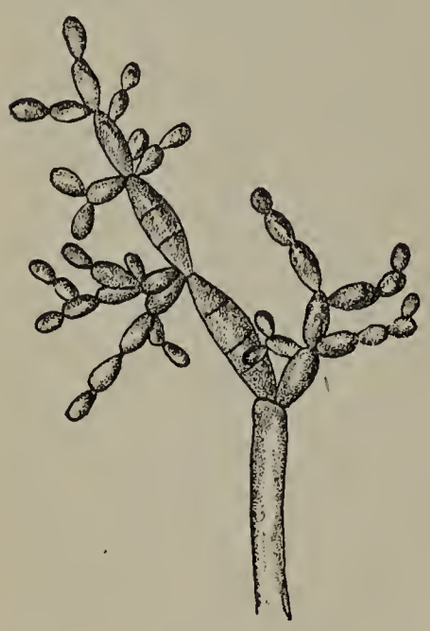


Fig. 2. Conidienträger von Hormodendron (790/1).

Laurent (l. c.) behauptet auf Grund seiner Culturen einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden Pilzen. Doch er gibt diejenigen Culturbedingungen, welche Hormodendron hervorrufen, nicht an. Dagegen haben Janczewsky und ich in keiner Cladosporiumcultur die Bildung von Hormodendron oder umgekehrt beobachtet.

Es wurden im Weitern die Einwirkungen des Sonnenlichtes, der Wärme und in erster Linie der chemischen Zusammensetzung des Substrates geprüft. Was die Wirkung des directen Sonnenlichtes anbelangt, so haben die angestellten Versuche übereinstimmend mit Versuchen von Janczewsky zu einem negativen Resultat geführt, d. h. man konnte nie constatiren, dass die Hormodendronculturen unter diesen Bedingungen Cladosporium oder diejenige von Cladosporium — Hormodendron oder Dematium bilden.

Die betreffenden Culturen wurden auf verdünntem Traubensaft gemacht und tagsüber bis zur Bildung von Conidien der Sonne ausgesetzt. Die Behauptung Laurent's, dass Cladosporium durch die Einwirkung von Sonnenlicht in Dematium übergehe, ist somit ein Irrthum und beruht wahrscheinlich auf unreinen Culturen, mit welchen er experimentirt hat.

Bei den Versuchen mit verschiedenen Nährsubstraten wurde zuerst das Hauptgewicht darauf gelegt, das Verhalten der beiden Pilze einerseits zu Stickstoff, andererseits zu kohlenhydratreichen Nährmedien festzustellen.

Als ausschliesslich stickstoffhaltige Nährböden wurden benützt: 1. Mistdecoct, 2. Pepton 2 %, 3. Gelatine; als kohlenhydrathaltige: 4. die Lösungen von Rohrzucker von verschiedener Concentration, 5. Rohrzucker + 0,5 % Knop'sche Lösung, 6. Traubenzucker, 7. Milchzucker.

Weiter wurden auch viele Culturen auf folgenden Substraten von gemischter Zusammensetzung gemacht: 8. auf Traubensaft, 9. auf

Agar-Agar, 10. auf gekochter Kartoffel, 11. auf Zwetschensaft, 12. auf Brod, 13. auf Rohrzucker, 2 % + 0,5 % Pepton, 14. auf mit Traubensaft stark angefeuchtetem Brod, 15. auf Gelatine 3 % + 0,2 % Pepton + 10 % Rohrzucker, 16. auf sterilisirten Bohnenschoten und Kohlblättern.

Auf allen diesen Substraten entwickeln sich immer Cladosporium von den Sporen des Cladosporium und immer Hormodendron von denjenigen des Hormodendron. Dabei wachsen beide Pilze durchaus normal. Eine besondere Besprechung verdienen nur die Culturen von Cladosporium auf Agar-Agar. Cladosporium bildet hier eine Form, die man sehr schwer von Hormodendron unterscheiden kann. Es unterbleibt nämlich vollständig die Durchwachsung der Conidienträger, die Conidien werden bedeutend kleiner und weisen eine glatte Membran auf. Unzweifelhaft ist diese Wuchsform durch die mangelhafte Ernährung hervorgerufen. Diese Culturen beweisen eine Umwandlung in Hormodendron durchaus nicht. Wenn es wirklich so wäre, so müssten die Sporen von dieser hormodendronartigen Varietät von Cladosporium auf allen vorher erwähnten Substraten, wo die Entwickelung von Hormodendron typisch verläuft, auch hormodendronartiges Cladosporium bilden. Diess ist nicht der Fall, da die Sporen dieser Varietät, in bessere Nährsubstrate gebracht, immer wieder typisches Cladosporium bilden. Es ergibt sich somit als Resultat dieser langen Reihe von Culturen, dass Cladosporium und Hormodendron, ungeachtet ihrer morphologischen Aehnlichkeit, doch zwei verschiedene selbstständige Pilzformen vorstellen. Es gibt noch einen andern Weg für den Nachweis der Selbständigkeit dieser zwei Pilze und das ist die vergleichende Untersuchung der physiologischen Eigenschaften, eine Methode, die man schon lange mit Erfolg in der Bacteriologie anwendet.

In Folgendem wollen wir die Resultate solcher Untersuchungen über Cladosporium und Hormodendron besprechen. Die Conidien der beiden Pilze besitzen die gleiche Resistenzfähigkeit gegen die Einwirkung von hoher Temperatur; denn nach Einwirkung einer Temperatur von 95° C. während einer viertel Stunde verlieren sie ihre Keimfähigkeit. Das Maximum der Temperatur, welche die Conidien aushalten, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, liegt ungefähr bei 90° C.

Die beiden Pilze stimmen auch darin überein, dass ihr Wachsthum und ihre Keimung bei beständig wirkender Temperatur von 30° ausbleiben.

In Bezug auf die niedere Temperatur verhalten sich beide Pilze wesentlich verschieden.

Cladosporium besitzt die merkwürdige Eigenschaft, bei 0—2° C. seinen vollen Entwickelungsgang zu durchlaufen. Die auf dem Gemisch von Agar-Agar mit Traubensaft ausgesäten Conidien keimen und bilden bei 0—2° C., wenn auch viel langsamer als bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, reife und keimfähige Conidien. Die Hormodendronsporen vermögen unter solchen Bedingungen nur kurze Keimschläuche zu bilden.

Durch die zahlreichen Keimungsversuche haben sich auch andere Verschiedenheiten herausgestellt.

Es ist nämlich gelungen, für Cladosporium solche Keimungsbedingungen aufzufinden, bei welchen die vegetative Keimung ausbleibt und die Conidien unmittelbar zur Fructification übergehen, indem sie entweder einen mehr oder weniger langen Conidienträger treiben, an dessen Ende die Conidien in üblicher Weise entstehen oder die Conidien direct neue Conidien aussprossen. Die Bedingungen für dieses merkwürdige Verhalten der Cladosporiumsconidien sind: möglichst vollkommener Ausschluss von Nährstoffen, ungehinderter Luftzutritt und genügende Feuchtigkeit.

Fig. 3. Spore von Cladosporium, welche unmittelbar wieder Conidien gebildet hat (790/1).

Man kann diese Culturbedingungen verwirklichen, indem man die Conidien auf kleine Tropfen von destilirtem Wasser fallen lässt und das Deckgläschen mit diesem Tropfen in feuchter Kammer cultivirt.

In solchen Culturen schwimmen manche Conidien auf dem Wasser und diese bilden bald wieder Conidien.

Man kann auch die Kieselsäuregallerte als Substrat benützen. Für solche Versuche sind die jungen frischen Conidien besser passend. Die alten Conidien büssen, wie es scheint, diese Eigenschaft ein wenig ein und keimen unter solchen Bedingungen in Form eines Schlauches.

Auffallend ist weiter die Wirkung von ganz geringen Mengen von Nährstoffen. In diesem Fall erzeugen die Conidien nie unmittelbar wieder Conidien, sondern bilden zuerst starkes Mycel.

Die Concentration des Nährsubstrates wirkt in zwei verschiedenen Weisen: physikalisch, und zwar kommt hier in Betracht hauptsächlich die wasserentziehende Kraft der Lösungen, und chemisch. Die physikalische Wirkung isotonischer Lösungen verschiedener chemischer Substanzen ist gleich, keineswegs aber die chemische. Das tritt be-

sonders deutlich hervor, bei den Culturen in isotonischen Lösungen verschiedener Stoffe, in welchen die Pilze sich verschieden verhalten ungeachtet gleicher wasseranziehender Eigenschaften der Lösungen.

Es wurde die Wirkung verschiedener Concentration von Rohrzucker und Kalisalpeter geprüft. Dabei haben sich einige Unterschiede zwischen Cladosporium und Hormodendron herausgestellt. Keimung und Wachsthum der beiden Pilze findet noch statt in 100 % Rohrzuckerlösung.

Das gebildete Mycel zeigt ein etwas abweichendes Aussehen. Die Mycelfäden sind viel dünner als bei normalem Mycel. Die Querwände stehen durchschnittlich in grösseren Abständen voneinander und das Mycel geht sogar nach drei Monaten nicht in den Dauerzustand über.

Die hohe Concentration der Lösung verhindert die Bildung der Conidien. Das Maximum der Concentration von Rohrzucker, bei der Cladosporium noch im Stande ist die Conidien zu bilden, liegt bei 25 %; für Hormodendron in Rohrzuckerlösung erheblich höher, nämlich bei 75 %.

Um die Einwirkung von Kalisalpeter auf die Entwickelung dieser Pilze zu untersuchen, wurden die Lösungen von verschiedener Concentration mit 1 % Traubensaft gemischt. Dieser Zusatz war nöthig, weil Kalisalpeter allein kein günstiges Nährsubstrat ist. Das Maximum der Concentration für die Bildung der Sporen befindet sich für Cladosporium bei 18 %; Hormodendron bildet Conidien noch bei 25 % Kalisalpeter. Die Anwesenheit von 10 % Kalisalpeter in der Culturflüssigkeit ruft in Culturen eine merkwürdige Veränderung hervor. In solchen Culturen ist es unmöglich, Cladosporium und Hormodendron zu unterscheiden. Die Conidienträger der beiden Pilze sind durchwachsen. Die Conidienbüschel bestehen unten aus sehr langen, septirten, oben aus runden kleinen Conidien. Die Conidienmembran ist warzig. Die Controllversuche mit Conidien, die aus diesen Culturen entnommen wurden, haben gezeigt, dass die Sporen unter gewöhnlichen Bedingungen wieder typisches Hormodendron oder Cladosporium erzeugen, so dass also die beiden Pilze trotz ihrer anscheinenden morphologischen Identität doch ihre specifische Natur bewahren.

Die Conidienbildung steht in enger Beziehung nicht nur zur Concentration der Nährlösung, sondern auch zur Menge des zur Verfügung stehenden Sauerstoffes. Cladosporium und Hormodendron bilden bei 10 mm Luftdruck keine Conidien mehr. Cladosporium erzeugt jedenfalls dabei Conidienträger, welche statt der Conidien nur

kurze, reich verzweigte Aeste bilden. Wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Unentbehrlichkeit gewisser Mengen von Sauerstoff für die Bildung der Conidien steht die Thatsache, dass die untergetauchten Culturen der betreffenden Pilze keine Conidien zu bilden im Stande sind. Die Conidienträger von Hormodendron sind stark positiv heliotropisch, worin sich dieser Pilz von Cladosporium unterscheidet.

In Nachfolgendem fassen wir die gefundenen physiologischen Unterschiede zwischen Cladosporium und Hormodendron zusammen. Cladosporium ist im Stande, reife Conidien bei 0—2° C. zu erzeugen. Die Conidien können sofort wieder Conidien bilden. Die Grenze der Concentration, bei der die Bildung der Conidien noch vor sich geht, liegt bei 25 % von Rohrzucker und 18 % von Kalisalpeter; die Conidienträger sind nicht heliotropisch.

Die Bildung der Conidien von Hormodendron ist durchschnittlich an höhere Temperatur gebunden. Die Conidienentstehung wird durch 75 % Rohrzucker und 25 % Kalisalpeter verhindert; die Conidienträger sind stark positiv heliotropisch.

Diese physiologische Unterschiede im Zusammenhange mit der Thatsache, dass der Uebergang von Cladosporium in Hormodendron oder umgekehrt sich in keiner der sehr zahlreichen Culturen hat nachweisen lassen, berechtigen zu dem Schlusse, dass Cladosporium und Hormodendron zwei selbständige, aber sehr nahe verwandte Pilze sind. Wir haben schon über Zusammengehörigkeit der Pleospora herbarum mit Cladosporium gesprochen. Aus den gründlichen Untersuchungen von Gibelli und Griffins[1]) geht hervor, dass diese Pilze selbständig sind und dass Pleospora in zwei Species gespaltet werden muss.

Ich habe selber die Versuche mit reinen Culturen angestellt und habe bestätigt, dass die beiden Pilze selbständige Organismen sind, die in keinem Falle mit Cladosporium oder Hormodendron zusammenhängen, wenn sie auch sehr häufig zusammen mit diesen wachsen.

Es ist mir leider nicht gelungen in meinen Culturen die Askusfrüchte zu bekommen, welche Janczewsky unter dem Namen „Sphaerella Tulasnei“ beschrieben hat. Gleichfalls habe ich beim Material, welches er mir zu schicken die Güte gehabt hat, keine reifen Aski gefunden.

Ich will zum Schluss noch Einiges über die Arbeit von Brunne „Hormodendron Hordei“ bemerken. Der Verfasser hat zahlreiche

1) Sul polimorphismo della Pleospora herbarum. Archivio del laboratorio di botanica crittogamia. Pavia 1874.

Experimente mit Hormodendron Hordei angestellt und ist zu etwas anderen Resultaten als ich gekommen. Der Hauptunterschied liegt in dem Verhalten zu Kohlenhydraten. Nach meinen Versuchen bildet Hormodendron die Conidien in Rohrzuckerlösungen von 1 % anfangend bis zu 70 %. Nach Brunne (l. c. Tabelle auf Seite 12) producirt Hormodendron Hordei keine Conidien in 5 % Rohr- und Traubenzucker; ebenfalls hört nach ihm die Conidienbildung bei 25 % Rohrzucker (p. 16) auf. Nach diesem schliesst er, dass sich die Conidien nur in Lösungen von 5 % bis 20 % Rohrzucker bilden. Die genau nach den Angaben von Brunne gemachten Versuche haben gezeigt, dass Hormodendron cladosporioides in 5 % Rohr- und Traubenzucker bereits nach drei Tagen reichliche Conidien erzeugt. Ebenfalls wurde das Verkommen der abweichenden Mycelformen, welche Brunne abbildet (Taf. I Fig. 12—14), in den betreffenden Lösungen nicht gefunden.

Der Grund dieser Verschiedenheit liegt sicher darin, dass die Versuchspilze verschiedenen Spezies angehören. Der Pilz, mit dem ich experimentirt habe, ist mit Hormodendron cladosporioides identisch. Der Pilz von Brunne stellt die neue Species „Hormodendron Hordei“ vor.

Dematium pullulans d. By.

Dematium wurde zum ersten Mal im Jahr 1866 von de Bary beschrieben. Nachher hat Löw[1]) die Entwickelungsgeschichte dieses Pilzes ausführlich untersucht. Seitdem war Dematium sehr oft der Gegenstand der Untersuchungen verschiedener Mycologen. Die morphologischen Eigenschaften des Pilzes wurden viel beschrieben, desswegen begnügen wir uns hier mit einem kurzen Abriss seiner Entwickelung.

Um die Entwickelungsgeschichte von Dematium besser zu übersehen, wollen wir von den Gemmen ausgehen. Die Gemmen von Dematium sind meistens zweizellig, länglich ellipsoidisch oder biscuitförmig. Sie besitzen eine dicke dreischichtige, aussen braune oder olivengrüne Membran. In irgend eine Nährflüssigkeit gebracht, schwellen sie ein wenig an; ihr braunes Exosporium zerreisst in kleine Stücke, die an der Gemme angeheftet bleiben. Jetzt sprossen an den schmalen Enden der Gemme aus dem Endosporium winzige, kaum sichtbare Sterigmen aus, welche rasch ungefähr bis zur halben Grösse der Gemme anschwellen, eine ellipsoidische Form annehmen und sich von

---

1) Ueber Dematium pullulans d. By. Pringsheim's Jahrbücher Bd. 6.

der Gemme ablösen. An der Stelle der abgelösten Hefezellen bilden sich rasch neue u. s. w. Man kann vielfach diese Sprossung vielmal nach einander verfolgen. Es ist ganz sicher, dass die Sprossung so lange andauert, als Nährstoffe im Substrat vorhanden sind. Die durch die hefenartige Sprossung gebildeten Zellen sprossen ihrerseits aus, und nach 24 Stunden ist der Tropfen der Cultur am Objectträger von der Masse der gebildeten Zellen ganz trüb. Manche Gemmen bilden zuerst einen mehr oder weniger langen septirten Schlauch, von dessen sämmtliche Zellen wieder Hefezellen aussprossen können. Bei Mangel an Nährstoffen oder in destillirtem Wasser steht die Sprossung still. Die Zellen nehmen biscuitförmige Gestalt an, theilen sich durch eine Querwand, ihre Membran wird dick und braun, mit einem Wort die Zellen bilden sich wieder zu Gemmen um.

Ausser einzelnen Gemmen bilden sich auch Gemmenketten.

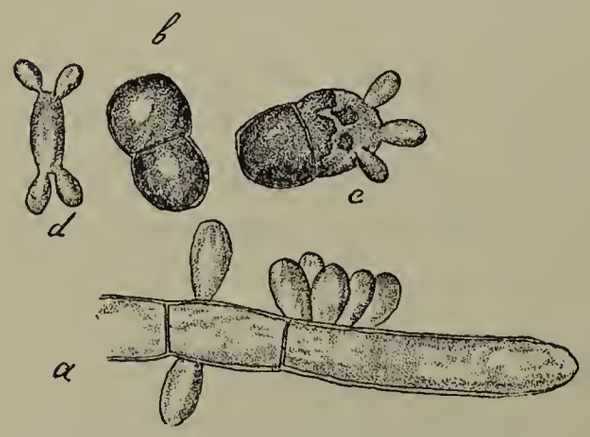


Fig. 4. Dematium pullulans (790/1).
a) Mycel mit Hefesprossung,
b) Gemme,
c) auskeimende Gemme,
d) sprossende Hefezelle.

Mehrfach ist von vielen Forschern, welche sich mit Dematium beschäftigen, die Aussicht ausgesprochen worden, dass Dematium kein selbständiger Pilz ist, sondern zu dem Entwickelungsgang anderer Pilze gehört.

So fand z. B. Brefeld[1]), dass ein Ascomycet, nämlich Sphaerulina intermixta, in ihrem Entwickelungsgange dematiumähnliche Formen aufweist, und er hat daraus ohne Weiteres geschlossen, dass Dematium pullulans eine Form von Sphaerulina sei: diese Annahme steht im Widerspruch mit den Beobachtungen aller anderen Forscher, welche nie einen Zusammenhang von Dematium mit Sphaerulina constatirt haben. Die morphologische Aehnlichkeit dieser Fructificationsart von Sphaerulina mit Dematium beweist keineswegs die Zusammengehörigkeit beider Pilze. Es ist wohl möglich, dass diese Formen nur äusserlich Aehnlichkeiten aufweisen. Die Beispiele solcher Art sind in der Mycologie so zahlreich, dass es überflüssig ist, weitere hier anzuführen.

Wir haben schon früher auf die oft ausgesprochene Meinung hingewiesen, dass Dematium im genetischen Zusammenhang mit Hormodendron und Cladosporium steht.

---

1) Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mycologie X. Heft p. 216.

Auf Grund aller von mir gemachten Versuche kann ich bestimmt behaupten, dass das nicht der Fall ist. Das Erscheinen von Dematium lässt sich in keiner Cultur von Cladosporium oder Hormodendron, die unter sehr verschiedenen Bedingungen angestellt wurden, nachweisen. Es bildet eben Dematium in allen Fällen wieder Dematium und nie Cladosporium oder Hormodendron.

Das Vorkommen von Dematium in den Culturen von Cladosporium, die dem Sonnenlichte ausgesetzt wurden, was Laurent als experimentellen Beweis seiner Anschauungen betrachtet, ist offenbar auf unreine Culturen zurückzuführen, da nach übereinstimmenden Versuchen von Janczewsky und mir Cladosporium auch unter diesen Bedingungen immer Cladosporium erzeugt. In dem typischen Verlauf der Entwickelung bildet Dematium hauptsächlich die Hefezellen. Anders verläuft die Sache, wenn Dematiumhefe in stark concentrirte Lösungen von Kohlenhydraten ausgesäet wird. Es sei hier zuerst erwähnt, dass Dematium enorm starke Concentrationen von Kohlenhydraten zu vertragen im Stande ist. Es wurde ein jedenfalls ziemlich langsames Wachsthum in der 100 proc. Lösung von Traubenzucker (100 Theile Traubenzucker auf 100 Theile Wasser) constatirt. Diese Lösung ist mit 36,47 % Kalisalpeter isotonisch und besitzt sehr hohe osmotische Wirkung.

In 50 proc. und concentrirten Lösungen von Traubenzucker bildet Dematium lange, reich verzweigte Mycelfäden, die mit feinkörnigem Plasma dicht angefüllt sind. Die Aussprossung, welche unter den gewöhnlichen Bedingungen vorwiegend ist, tritt in solchen Culturen vollkommen zurück, in manchen, besonders stärker concentrirten Lösungen ist die Hefebildung vollständig aufgehoben. Die 50 proc. Lösung von Rohrzucker hemmt auch die Hefebildung. Dieser merkwürdige Einfluss der stark concentrirten Lösungen auf das Wachsthum von Dematium ist in erster Linie durch ihre chemische Wirkung bedingt. Die physikalische wasserentziehende Kraft der Lösungen kommt erst in zweiter Linie in Betracht. So entwickelt sich Dematium wesentlich anders in der mit 50 proc. Lösung von Traubenzucker isotonischen 18 proc. Lösung von Kalisalpeter, zu der 1 % Traubensaft hinzugefügt wurde, um die Lösung für den Pilz nahrhaft zu machen.

In dieser Lösung bildet Dematium sehr reichlich die Hefen. Dieser Versuch beweist sehr anschaulich, dass die Wirkung der concentrirten Kohlenhydrate nicht bloss von ihren physikalischen, sondern auch von ihren chemischen Eigenschaften abhängt. Es sei hier be-

merkt, dass auch Eschenhagen[1]) zu dem gleichen Schlusse gekommen ist. So gibt er z. B. in einer kleinen Tabelle (l. c. p. 55) die Grenzen der Concentration für einige Stoffe an, bei welchen Aspergillus niger, Penicillium glaucum und Botrytis cinerea noch wachsen. Bei der Vergleichung dieser Zahlen ergibt sich, dass die isotonischen Werthe dieser Lösungen für einen und denselben Pilz sehr verschieden sind, d. h. das Maximum der Concentrationen für das Wachsthum der Pilze nicht vom isotonischen Coefficient der Substanz allein abhängig ist. Aehnlich wie die stark concentrirten Lösungen von Kohlenhydraten wirkt auch die Abwesenheit oder, besser gesagt, die Verminderung des Sauerstoffgehaltes der Luft. Die Dematiumculturen auf verdünntem Traubensaft bei 10 mm Luftdruck erzeugen fast ausschliesslich farblose, reich verzweigte Mycelien. In solchen Culturen kann man sehr hübsch sehen, dass am Mycel überall die Anlagen der Hefezellen entstehen, welche sich, statt sich zur Hefezelle auszubilden, verlängern und einen neuen Zweig bilden. Die Hefebildung wird auch vollkommen aufgehoben durch die andauernde Einwirkung der Temperatur von 30—31 ° C. Bei dieser Temperatur bildet Dematium keine Hefe und keine Mycelfäden, sondern ganz besondere Gebilde — Zellkörper, welche bis jetzt bei Dematium nicht beobachtet worden waren. Die Hefezellen von Dematium, welche in verdünntem Traubensaft ausgesäet und in den Thermostat bei 30—31 ° C. gestellt werden, schwellen bedeutend an, werden manchmal doppelt so gross als vorhin. Es tritt gewöhnlich am zweiten Tage die erste Querwand auf, bald nachher die zweite, die zu der ersten senkrecht steht. Der gebildete Zellkörper vergrössert sich, indem sich seine Zellen nach allen Richtungen theilen. Auf solche Weise bilden sich mehr oder weniger umfangreiche Zellkörper aus, im Allgemeinen von rundlicher Gestalt. Die Membran der Zellen verdickt sich stark nimmt tiefbraune, fast schwarze Färbung an und es gehen somit die gebildeten Zellkörper in den Dauerzustand über. Wir wollen diese Körper als Coniothecium bezeichnen, weil sie auffallende Aehnlichkeit mit den Pilzen haben, welche von den Mycologen mit dem Namen Coniothecium belegt wurden. Sie bilden, in frischen Traubensaft gebracht, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (8—13 ° C.) wieder ganz typische Dematiumhefen, indem ihre Zellen stark anschwellen, die braunen Membranen in Stücken zerrissen werden, und an austretenden dicken und äusserst kurzen Schläuchen lebhafte Hefebildung stattfindet.

1) Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen.

Diese Coniotheciumkörper wachsen bei 30° C. zu ansehnlichen Gebilden von einigen Millimetern im Umfang heran.

Die Figur stellt das Bild eines solchen Körpers dar, der erhalten war, nachdem am 21. März gebildete kleine Körper bis zum 2. April, also während 12 Tagen, bei einer Temperatur von 30° C. täglich in frischen Traubensaft übertragen wurden.

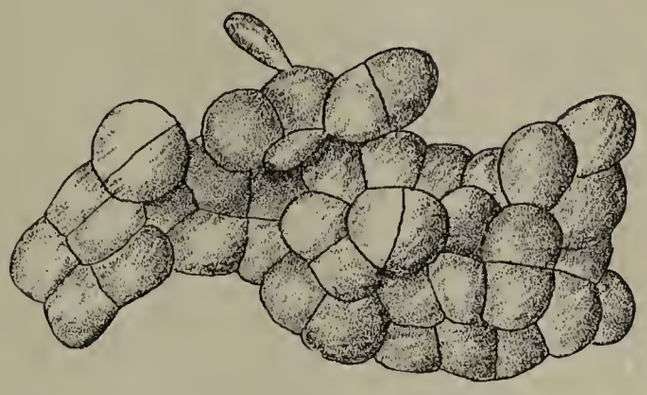


Fig. 5. Coniotheciumartiger Körper (790/1).

Zuweilen beobachtet man dabei einen andern Wachsthumsmodus. Aus den peripheren Zellen fangen die Hefezellen an auszusprossen. Sie lösen sich von den Mutterzellen nicht ab, sondern schwellen bedeutend an und bilden ihrerseits die neuen Aussprossungen.

Durch Combination der beiden Wachsthumsarten bilden sich unregelmässige braune Klumpen, welche gewöhnlich mit einer Gallertschichte umgeben sind.

Die Wärme von 30° C. hat also einen mächtigen Einfluss auf Dematium. Sie modificirt sehr stark das Wachsthum und ruft die Bildung derjenigen Zellkörper hervor, welche sonst bei Dematium nicht vorkommen. Doch ist die Einwirkung der Wärme, mit der Einwirkung der Concentration verglichen, wesentlich anderer Art. Soweit meine Erfahrungen ausreichen, hat die hohe Concentration der Kohlenhydrate immer als nothwendige Folge die vollkommene Aufhebung der Hefesprossung.

Im Gegentheil vermag Dematium an die höhere Temperatur sich anzupassen, d. h. mit anderen Worten, man kann die Hefebildung auch bei 30° C. erzielen durch längere Zeit fortgesetzte Culturen. Es geschieht dies auf folgende Weise: einige Hefezellen, die von Coniothecium bei Anfang des Versuches noch gebildet wurden, wurden in einer neuen Cultur derselben Temperatur ausgesetzt. Dabei bildeten sich wieder Coniothecium und auch Hefen. Bei der Fortsetzung dieser Culturen bekommt man schliesslich die Hefegeneration, die auch bei 30° C. zur Hefesprossung fähig ist und unter solchen Bedingungen keine Coniothecium mehr bildet.

Als Beispiel mag der folgende Versuch dienen:

20/3 Culturen von typischen Dematium — 22/3 Coniothecium
22/3 Cultur von diesem Coniothecium — 23/3 Coniothecium und einige Hefe

24/3	Cultur von dieser Hefe	25/3	Coniothecium und einige Hefe
25/3	do.	26/3	do.
25/3	do.	27/3	Coniothecium und viele Hefe
27/3	do.	28/3	do.
28/3	do.	29/3	sehr viele Hefe und nur wenige Coniothecium
29/3	do.	30/3	do.
30/3	do.	31/3	fast nur Hefe
31/3	do.	1/4	nur Hefe
1/4	do.	2/4	do.

(Alle Culturen wurden auf Objectträger gemacht).

Durch diese allmähliche Anpassung an höhere Temperatur erklärt sich die Thatsache, dass sich in Massenculturen bei 30° C. nach ein bis zwei Wochen nicht nur Coniothecium, sondern auch Hefe vorfinden.

Einige Versuche mit einer nicht näher bestimmten Coniothecium-Art, die ich im Gewächshaus auf Blättern von Tristiana gefunden habe, lassen die Vermuthung noch sicherer aufstellen, dass Coniothecium entweder zu Dematium pullulans gehört, oder einen sehr nahe verwandten Pilz vorstellt.

Die zahlreichen Culturversuche mit Coniothecium haben gezeigt, dass Coniothecium immer Dematiumhefen bildet, indem seine Zellen stark anschwellen, ihr braunes Exosporium zerreisst, und vom Endosporium aus sehr zahlreiche Hefen aussprossen, welche mit den Dematiumhefen vollkommen ähnlich sind. Weitere Versuche wurden nicht angestellt, da es mir nicht gelungen ist, eine absolut reine Cultur zu bekommen.

Doch scheint es mir sehr wahrscheinlich zu sein, dass Coniothecium (mindestens einige Arten) eine Form von Dematium ist.

Die Insolationswärme der Sonne kann man der Einwirkung der Wärme auf Dematium gleichstellen, durch deren Einfluss aus Dematium Coniothecium gebildet wird. Ob es wirklich so ist, könnten nur die Versuche mit reinen Culturen zeigen.

Fumago vagans Pers.

Wie schon früher hervorgehoben wurde, gehört Fumago zu den sehr wenig untersuchten Pilzen.

Es gibt nur eine umfassende Arbeit über die Entwickelungsgeschichte von Fumago. Es ist die Abhandlung von Zopf: „Die

Conidienfrüchte von Fumago“ (Verhandlungen der Kaiserl. Leopold-Carolinisch. Acad. Bd. 40).

Aus den Untersuchungen von Zopf geht hervor, dass Fumago in höchstem Grade polymorph ist, indem er in vielen verschiedenen Formen auftreten kann. Der Uebersichtlichkeit wegen wollen wir diese Formen in zwei Gruppen zerlegen. In der ersten Gruppe fassen wir die Hefebildung und alle Formen, welche sich von den Hefen entwickeln, zusammen. Die zweite Gruppe umfasst Conidienbüschel, Conidienbündel, flaschenförmige Früchte und Pykniden. Wenden wir uns zunächst zur ersten Gruppe.

Die Bildung der Hefen verläuft nach Zopf folgendermaassen: „In eine etwa 5 proc. Zuckerlösung ausgesäet, pflegt die winzige Stylospore (so bezeichnet Zopf die Pyknoconidien), an deren Stelle übrigens auch die Conidie der Büschel oder Bündel verwendet werden kann, zunächst ihr Volum um das Doppelte bis Mehrfache zu vergrössern. Mit dieser Anschwellung ist häufig eine Gestaltsveränderung verknüpft, so dass neben gestreckten, fast cylindrischen auch breitere, elliptische oder ovale bis sphärische Formen anzutreffen sind. Im Inhal treten während dieser Volumzunahme keinerlei wesentliche Veränderungen auf.

Das Plasma bleibt homogen, bleich, nur die beiden Oeltröpfchen, welche gewöhnlich an beiden Polen der Spore bemerkbar sind, treten bisweilen aus ihrer polaren Lage heraus. Aus der angeschwollenen Spore geht aber nicht, wie das unter günstigen Bedingungen der Fall, ein zum Mycel heranwachsender Keimschlauch hervor, sondern sie zeigt eine eigenthümliche Keimung, die man als hefeartige Sprossung zu bezeichnen hat. Sie erfolgt in der Weise, dass an einem der Pole eine minutiöse Ausstülpung entsteht, die rasch heranwachsend und durch eine Scheidewand sich abgrenzend, in der Regel nicht die volle Grösse der Mutterzelle erreicht, wohl aber im Allgemeinen deren Gestalt nachahmt. Der Spross löst sich, fertig, sofort ab. Nach Abgliederung des stets terminalen Erstlingssprosses tritt lateral, aber in unmittelbarer Nähe des Poles, ein neuer Vegetationspunkt auf, nach dessen Ausbildung ein dritter, vierter folgt, welche gleichfalls um den Pol herum liegen“. (l. c. pag. 295, Tafel 7, Fig. 1, 2, 3.)

Die Hefeerzeugung gelang Zopf nicht bloss in 5 proc. Zuckerlösung, sondern selbst in ganz zuckerarmen Culturflüssigkeiten, ja sogar in reinem Wasser. Andererseits bekam Zopf auch in sehr zuckerreichen Nährmedien eine Sprossung, jedoch nur unter der Bedingung, dass eine möglichst grosse Anzahl von Stylosporen zur Verwendung kam.

Er erklärt das damit, dass durch die Massenaussaat in den Culturtropfen sein Nährvorrath schnell herabgemindert wird.

Schliesslich konnte Zopf die Hefen auch auf halbfesten Substraten und zwar auf Brod, das er mit verdünntem Traubensaft stark angefeuchtet hatte, erzielen. Auf Objectträgern oder in Geissler'schen Kammern an einem möglichst tiefen Nährtropfen von schwachem Zuckergehalt gezüchtet, producirte die Hefe nur wieder Hefesprosse. War die Aussaathefe nicht in einem tiefen Nährtropfen suspendirt, sondern in eine ganz dünne Schicht von schwacher Zuckerlösung gebettet, so dass sie dem Substrat (Kammerwandung, Objectträger) dicht anlag und die Luft zutreten konnte, so verhielt sie sich wesentlich anders. Die Hefezellen sprossen zu Colonien aus, aber nicht zu Colonien mit hefeartigen, sondern zu solchen mit rahmpilzähnlichen Habitus (l. c. Tafel 7, Fig. 13, 14, 16, 19).

Die rahmpilzähnlichen Pflanzen erhielt Zopf auch in grossen Massen auf sehr feucht gehaltenem mit schwacher Traubenlösung gedüngtem Brod.

Dritte Form — die Mikroconidie erscheint nach Zopf, wenn die Hefezellen in eine möglichst dünne Schicht schwacher Zuckerlösung ausgesäet werden. Die Luft im Culturapparat soll so trocken sein, dass eine dünne Schicht nahezu austrocknet. Die Hefen bilden zuerst ein schwaches braunes Mycel mit zahlreichen Luftzweigen. Von den mycelaren Hyphen erheben sich kleine Conidienträger, welche an ihrem Ende die winzigen Conidien abschnüren (c. l. Taf. 8, Fig. 12).

Diese Mikroconidien beobachtete Zopf auch in Massenculturen, welche nach sechs Monaten eine reiche Mikroconidienbildung hervorgebracht haben.

Es ging den Mikroconidien die Bildung von Hefen und Mycoderma voran. Ausser dieser gehören noch einige andere Formen zur ersten Gruppe, welche nur unbedeutende Modificationen der beschriebenen vorstellen und darum hier nicht besonders erwähnt werden.

Es verdient noch eine Form hervorgehoben zu werden, das ist die Gemmenform. Nach Zopf bilden sich Gemmen bei ungenügenden Nahrungsbedingungen, und sie stellen einzellige oder aus einigen kettenartig angereihten Zellen bestehende Gebilde mit brauner, dicker Membran und Oelansammlungen vor.

Von allen diesen Formen habe ich nur die letzte, d. h. die Gemmen beobachtet. Die Hefebildung hervorzurufen ist mir in keinem Fall gelungen. Bei Wiederholung der Culturmethoden von Zopf habe ich immer entweder Conidienbüschel oder Conidienbündel be-

kommen. In 5 proc. Rohrzucker bilden sich besondere sitzende Früchte und nie Hefen. Gleiches gilt von allen andern oben beschriebenen Formen. Aus der Abwesenheit der Hefezellen in allen Culturen von Fumago, welche unter verschiedensten Bedingungen angestellt wurden, lässt sich schliessen, dass die Angaben von Zopf auf Fehlern beruhen; dafür spricht auch das negative Resultat aller nach Zopf's Angaben gemachten Culturen. Das ist um so wahrscheinlicher, als die Conidien von Fumago ausserordentlich klein sind und leicht mit Saccharomyces- und anderen Hefen verwechselt werden können.

Die Oeltröpfchen, welche Zopf als Merkmal von Fumagoconidien betrachtet, stellen keineswegs etwas speciell für Fumago Eigenthümliches dar, da Saccharomyces-Hefen bei schlechter Ernährung auch Oeltröpfchen aufweisen.

Zopf schreibt nicht, ob er mit diesen Formen Controllversuche angestellt habe, welche in solchen Fällen vollständig unentbehrlich sind. Unter Controllversuchen verstehe ich solche Versuche, bei denen aus neugebildeten Formen bei Wiederherstellung der früheren Bedingungen die Grundform wieder entsteht.

Schliesslich scheinen mir die Culturmethoden von Zopf nicht ganz einwurfsfrei.

Die Culturart in Geissler'schen Kammern, durch welche angeblich pilzfreie Luft geleitet worden war und die lange Dauer einiger Versuche (6 Monate) stellen günstige Gelegenheiten für das Eindringen der fremden Keime in die Culturen vor.

Nach alledem möchte ich die Ansicht aussprechen, dass alle die erwähnten Formen gar nicht zu Fumago gehören.

Wenden wir uns jetzt zu der Besprechung der zweiten Gruppe, welche die Conidienträger, Conidienbüschel und einige andere Fruchtformen umfasst.

Um die Entwickelungsgeschichte und den Bau der sehr verschiedenartigen und durch Uebergangsformen vielfach verbundenen Fortpflanzungsorgane zu verstehen, betrachten wir ausführlich die Bildung von Conidienbüscheln, von denen man leicht andere Formen ableiten kann. Dabei werden wir Zopf folgen, der sehr genau die Entwickelung der Fumagofrüchte untersucht hat.

Die Conidien von Fumago, in verdünntem Traubensaft ausgesäet, schwellen erst bis zur doppelten oder mehrfachen Grösse an, bilden dann an beiden Enden die Keimschläuche, welche in akropetaler Folge sich verzweigend mehr oder weniger reichliches Mycel erzeugen. Die Mycelzellen sind von sehr mächtig entwickelten Gallertscheiden umgeben.

Die Anlage des Conidienbündels nimmt seinen Ursprung meistens aus einer einzigen Mycelzelle, die aber weder ihrer Lage noch ihrer Gestalt nach irgendwie bestimmt ist. Diese Mycelzelle erfährt zunächst eine Quertheilung in zwei Tochterzellen. Letztere bleiben entweder, was sehr häufig der Fall, ungetheilt und bilden so ein Primordium einfachster Art, oder sie wiederholen ihrerseits den Quertheilungsprocess und man erhält vielzellige Anlagen. Die durch Theilung hervorgegangenen Zellen treiben vertical zum Mycel Ausstülpungen. Durch eine Querwand gegen ihre Mycelzelle abgegrenzt, verlängern sich diese Ausstülpungen mittelst Spitzenwachsthum, um bald zu Hyphen von ziemlich ansehnlicher Länge heranzuwachsen, die an der Basis gewöhnlich kurze, weiter nach oben hin mehr gestreckte Zellen aufweisen. Anfangs hyalin, verdicken die Hyphen schon frühzeitig ihre sich bräunenden Membranen. Der junge Hyphencomplex ist meistens in ein förmliches Gallertbett eingehüllt.

Die dem Primordium angrenzenden Mycelzellen treiben meist kurze, in der Ebene des Mycels verlaufende Seitenhyphen, die man gewissermaassen als Rhizoiden betrachten kann, deren Hauptaufgabe in der Befestigung des Conidienbüschels am Substrat besteht. Die einzelnen Fäden und Zweige der Hyphenbüschel, die gewöhnlich in dem Maasse, als sie sich verlängern, eine divergirende Richtung nehmen, beginnen nach Erreichung einer gewissen Länge zu fructificiren.

Ihre Fructification wird dadurch eingeleitet, dass an ihrem Gipfel die Querwände in auffallend kurzen Abständen auftreten. So entstehen nahezu isodiametrische Zellen, deren Zahl gewöhnlich über acht bis zehn nicht hinausgeht. Nunmehr lassen sich in jeder fructificativen Hyphe zwei Theile unterscheiden, ein langer basaler, aus Langzellen aufgebauter, und ein kurzer terminaler Theil, welcher aus Kurzzellen besteht. Diese terminale Region liegt bemerkenswerther Weise bei allen Hyphen eines Bündels in gleicher Höhe. Hier nun tritt die Fructification ein und zwar in der Weise, dass aus den untern Kurzzellen kurze Seitenzweige in meist akropetaler Folge angelegt werden, die nach scharfer Umbiegung sich der Mutterhyphe eng anschmiegen, ja sogar mit ihr verwachsen können. Alle Zweige der terminalen Region zeigen die Tendenz möglichst bald die gleiche Höhe mit der Mutterhyphe zu erreichen. An den obern nicht zweigbildenden Zellen der letzteren tritt die Sporenbildung auf, meist lateral, aber auch terminal. Ebenso verhalten sich die gleichfalls kurz gegliederten Zweige und Aestchen. Die seitlichen Sporen ent-

stehen dicht unterhalb der Scheidewände und wie die terminalen als winzige kugelige Ausstülpungen. Sie wachsen zu kleinen ellipsoidischen Körperchen heran, die sich von der Mutterzelle ablösen. Die Träger verdicken und bräunen allmählich ihre Membranen; die sehr plasmareichen, daher stark lichtbrechenden Enden der Hyphen und Zweige bleiben von diesen Vorgängen verschont (l. c. pag. 274).

Auf solche Weise entsteht der Conidienbüschel, wie er in Fig. 6 abgebildet ist. Diese Conidienbüschel kann man als Grundform betrachten, von der sich alle anderen Fruchtformen leicht ableiten lassen.

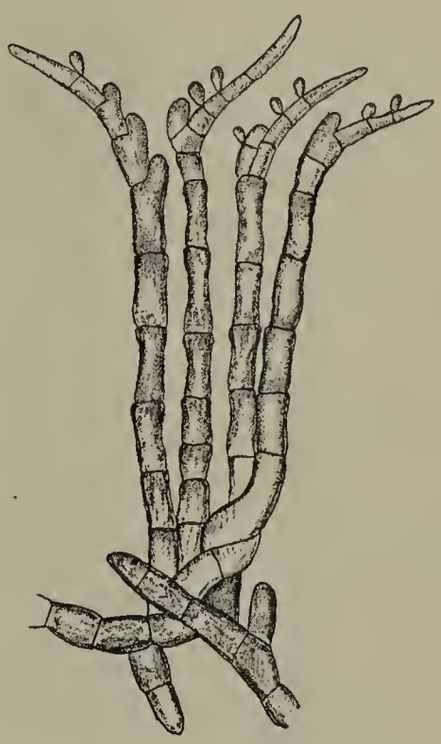


Fig. 6. Conidienträger von Fumago aus der Cultur in Pepton mit $^1/_2$proc. Knopscher Lösung (790/1).

Die folgende höher entwickelte Form stellt das Conidienbündel vor (Fig. 7). Die Conidienbündel unterscheiden sich von Conidienbüscheln hauptsächlich darin, dass die basalen, sterilen Theile der Fruchthyphen mit einander zu einem Bündel verwachsen sind; die fertilen Enden strahlen aus einander und erzeugen in der vorhin geschilderten Weise eine Masse von Conidien. (Zopf l. c. Tab. 5, Fig. 5, 6, 9, 11).

Noch complicirter gebaut sind die flaschenförmigen Conidienfrüchte. Sie entstehen in der Weise, dass die Hyphen der conidienbildenden Region zusammenwachsend eine Höhlung umgeben. Oberhalb der Höhlung schmiegen sich die Hyphen enger zusammen und bilden den Halstheil der Frucht. Die Conidien entstehen in der Höhlung aus fertilen Hyphentheilen und werden durch den Hals hinausgeleitet.

Die vollkommen ausgebildeten Früchte haben den Habitus einer Flasche mit mehr oder weniger langem Hals. An diese Conidien reihen sich die Pykniden an, welche einen anderen Entwickelungsgang haben, da sie echte Gewebefrüchte darstellen.

Einige Zellen des Mycels fangen an sich zu theilen. Durch die fortgesetzte Theilung wird ein parenchymatischer Körper gebildet, welcher weiter wächst, mehr oder wenig regelmässige Kugelform annimmt und innen einen Hohlraum aufweist.

Die Wandzellen des Hohlraumes schnüren zahlreiche Conidien ab, welche durch eine Oeffnung am Scheitel der Pykniden austreten (Zopf l. c. Taf. 6, Fig. 9—22).

Ausser diesen complicirt gebauten Früchten besitzt Fumago andere einfache Früchte, welche auch von Conidienbündel abgeleitet werden können. Auf vielen Substraten bilden sich ausschliesslich einzelne Conidienträger, welche aus Conidienbüschel durch Verkümmerung von allen Fruchthyphen bis auf eine entstehen können.

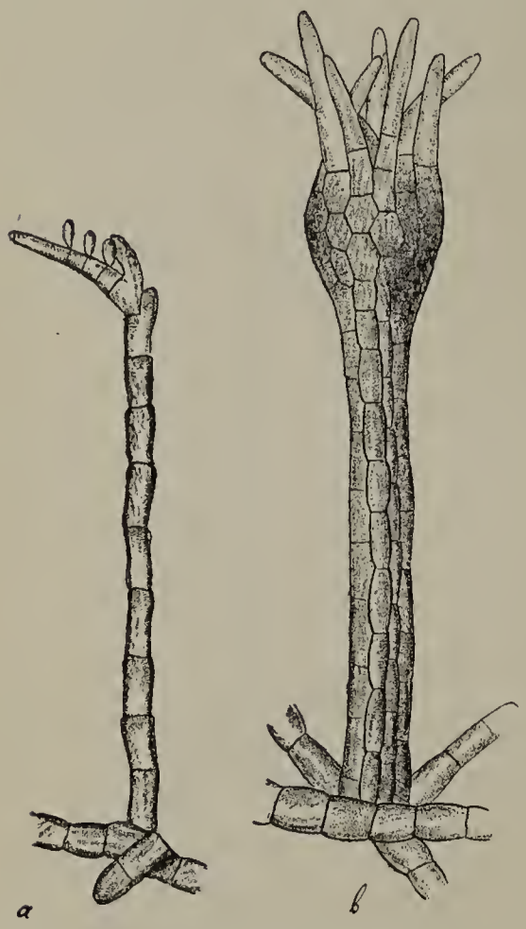


Fig. 7. a) Conidienträger von Fumago; b) Conidienbündel aus der Cultur in Pepton mit Rohrzucker (790/1).

Die Fig. 7 a stellt eine solche Fruchtform dar, welche wir als Conidienträger bezeichnen werden. Wenn der basale, sterile Theil der Conidienbündel mehr oder weniger verkümmert, kommen die sitzenden Früchte zu Stande. Die extreme Form besteht nur aus fertilen Enden der Fruchthyphen (Fig. 8 a). Diese Früchte sind von mächtiger Gallertscheide umgeben. Ich habe von diesen Fruchtformen in meinen Culturen alle mit Ausnahme der Pykniden und flaschenförmige Früchte bekommen. Ausserdem wurden in vielen Culturen (besonders auf Pepton 0,2 % mit 10 proc. Rohrzucker) ganz einfache Fruchtformen gefunden, welche von Zopf nicht beobachtet wurden, und welche insofern interessant sind, als sie einen Uebergang zur einfachsten Bildung der Conidien vorstellen.

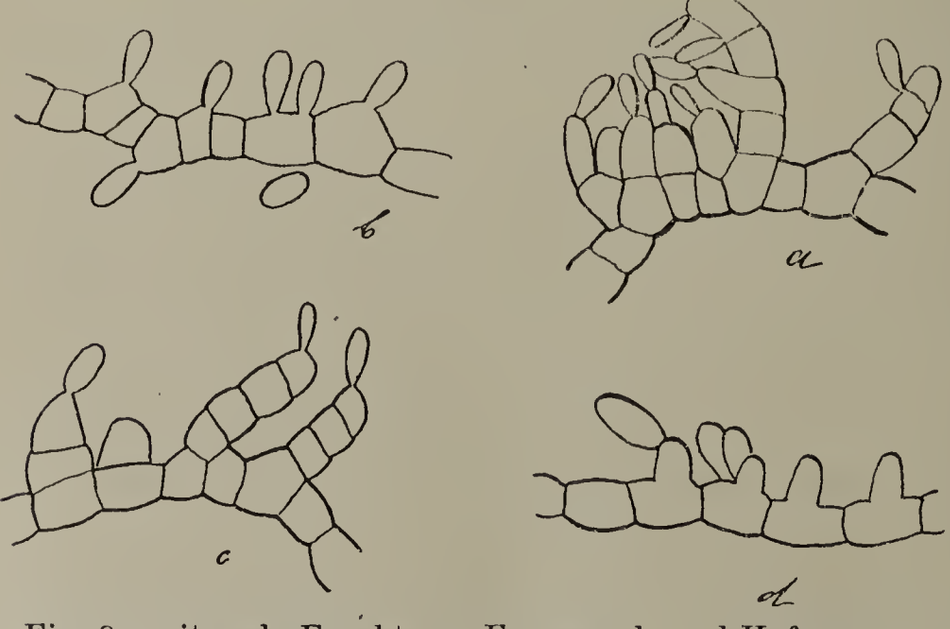


Fig. 8. a sitzende Frucht von Fumago, b, c, d Hefesprossung (790/1).

In diesem Falle bilden sich die Conidien, wie die Fig. 8 b, c, d zeigt, an Mycelfäden, die sich in nichts von vegetativem Mycel unterscheiden. An einigen Stellen des Mycels werden erst kleine Ausstülpungen sichtbar, welche rasch

zu Conidien anschwellen und vom Mutterzweig sich ablösen. Diese einfache Conidienbildung bei Fumago erinnert lebhaft an die Bildung der Dematiumconidien. Etwas weiter vorgeschritten sind die Fälle, wo das Mycel kurze zwei- bis dreizellige Aeste bildet, aus welchen apical und seitlich die Conidien aussprossen. Je mehr sich die Zweige einander nähern, desto mehr Aehnlichkeit bekommt die gebildete Form mit den vorhin beschriebenen sitzenden Früchten (Fig. 8 a).

Wenn wir alle diese Formen mit einander vergleichen, so ergibt sich daraus, dass Fumago eine ganze Reihe von mannigfaltig gebauten Früchten besitzt, die alle durch Uebergänge verbunden sind, und eine continuirliche Reihe von ganz einfach am Mycel aussprossenden Conidien bis zu complicirt gebauten Flaschenfrüchten und Pykniden darstellen.

Diese merkwürdige Polymorphie von Fumago lässt von vornherein vermuthen, dass die äusseren Lebensbedingungen grosse Bedeutung für das Auftreten dieser oder jener Fruchtform haben.

Die Versuche haben das bis zu einem gewissen Grade bestätigt, indem es geglückt ist, bei bestimmten Versuchsbedingungen nur bestimmte Fruchtformen zu bekommen.

Als besonders wichtig haben sich die chemische Zusammensetzung des Substrates und die Temperatur erwiesen.

Wir wollen der ausführlichen Besprechung der gewonnenen Resultate kurze tabellarische Zusammenfassungen der gemachten Versuche vorausschicken.

Gemmen.

No.	Zahl der Versuche	Zusammensetzung des Substrates	Bemerkungen
1	2	Destillirtes Wasser	Gemmenkette
2	2	Agar-Agar	Gemmen
3	2	Agar-Agar + 0,5% Knop'scher Lösung	Gemmenketten
4	2	Agar-Agar + 0,5% weinsaures Ammoniak	Gemmen
5	2	1% Knop'scher Lösung	Gemmenketten

Auf allen diesen Substraten entwickeln sich immer nur Gemmen. Auf Agar-Agar schwellen die ausgesäten Sporen bis zur mehrfachen Grösse an, ihre Membran verdickt sich und wird braun, worauf die Spore direct in den Dauerzustand übergeht. In Wasser und in Knop'scher Lösung keimen die Sporen in der Regel und die gebildeten mehr oder weniger langen Keimschläuche wandeln sich zu Gemmenketten um.

Reine Mycelbildung.

No.	Zahl der Versuche	Zusammensetzung des Substrates	Bemerkungen
6	12	Peptonlösungen: 1%; 0,5%; 5%	Spärliches tief braunes Mycel.

In diesen Culturen zeigt Fumago ein merkwürdiges Verhalten. Die Conidien bilden hier ein wenig verzweigtes schwach entwickeltes Mycel. Die Membranen der Zellen sind braun. Besonders auffallend ist dieses Mycel wegen der in jeder Zelle anwesenden tiefbraunen oder schwarzen Ablagerungen, welche scheibenförmige Gestalt haben und meistens dicht an die Zellwandung angeschmiegt sind. Diese schwarzen Massen lösen sich in Alkohol und Aether nicht. Nur die Scheitelzellen der Mycelfäden entbehren dieser Bildungen, welche wahrscheinlich ein Produkt der Verarbeitung des Pepton darstellen.

Die Zellen, welche diese Ablagerungen besitzen, scheinen todt zu sein, sind es aber in Wirklichkeit nicht, da die aus Pepton in Traubensaft gebrachten Mycelstücke junge Fäden aus allen Zellen bilden.

Die Ablagerungen bleiben dabei ohne Veränderung.

Es ist nie die geringste Spur von Fructification zu beobachten. Das Mycel bleibt vollkommen steril. Man findet sogar nicht einmal Anlagen der Früchte. Die Gallertscheide ist sehr wenig entwickelt.

Mycel mit Conidienträgern und Büschel, aber ohne Conidien.

No.	Zahl der Versuche	Zusammensetzung des Substrates	Bemerkungen
7	2	Pepton 1% + 0,25 schwefelsaures Magnesium, 0,25% schwefelsaures Calcium + 0,25% Salpetersaures Kalium (ohne Phosporsäure)	Reichliches braunes Mycel mit Conidienträgern und Conidienbüscheln, welche doch steril bleiben, d. h. keine Conidien erzeugen.
8	2	Pepton 1% + 0,25 phosporsaures Kalium, 0,25% schwefelsaures Calcium, 0,25% salpetersaures Kalium (ohne Magnesium)	
9	2	Pepton 1% + 0,25 phosphorsaures Kalium, 0,25% schwefelsaures Magnesium + 0,25 salpetersaures Calcium (ohne Kalium)	

Die Fumagosporen erzeugen in diesen Flüssigkeiten ein viel üppigeres Mycel als in den vorher erwähnten Peptonculturen. Die schwarzen Ablagerungen trifft man verhältnissmässig selten.

Die Gallertscheiden sind auch unbedeutend.

Am Mycel erheben sich einzelne Conidienträger und Conidienbüschel, welche aber keine Conidien erzeugen.

Einzelne gestielte Conidienträger und Conidienbüschel mit Conidien.

No.	Zahl der Versuche	Zusammensetzung des Substrates	Bemerkungen
10	5	Pepton 1% + 0,5% Knop'scher Lösung	Ausschliesslich Conidienträger.
11	2	Pepton 1% + 0,1% Knop'scher Lösung	do.
12	1	Pepton 1% + 0,05% Knop'scher Lösung	do.
13	1	Pepton 1% + 0,01% Knop'scher Lösung	Wenige Conidienträger.
14	1	Pepton 1% + 2% Knop'scher Lösung	Conidienträger.
15	2	Pepton 5% + 0,2% Knop'scher Lösung	do.
16	3	Pepton 1% + 0,25% phosphorsaures Kali + 0,25% schwefelsaures Magnesium + 0,25 Gyps (ohne Salpetersäure)	Zahlreiche einzelne Conidienträger und Conidienbüschel.
17	3	Pepton 1% + 0,25 phosphorsaures Calcium 0,25 Chlormagnesium + 0,25% salpetersaures Kalium (ohne Schwefelsäure)	do.
18	2	Pepton 1% + 0,25% phosphorsaures Kalium + 0,25% schwefelsaures Magnesium, 0,25% salpetersaures Kalium (ohne Calcium)	do.
19	2	3% Gelatin	do.
20	3	Agar-Agar + 0,5% Pepton	do.
21	2	2% Asparaginlösung	Ausschliesslich einzelne Conidienträger.
22	1	Mistdecoct	do.
23	2	5% Glycerin	Schwaches Mycel, wenige Conidienträger.
24	2	5% Glycerin + 0,5% Knop'scher Lösung	Ueppiges Mycel mit zahlreichen Conidienträgern und Büscheln.
25	2	5% Traubenzucker	Einzelne Conidienträger
26	3	5% Milchzucker	
27	2	5% Maltose	

In allen diesen Culturen finden sich nur einzelne Conidienträger und Conidienbüschel. In Culturen Nr. 10—20 entwickelt sich das Mycel sehr üppig und producirt massenhaft fast ausschliesslich einzelne Conidienträger. Die Gallertscheiden sind wenig ausgebildet. Das untergetauchte Mycel bleibt steril.

Die Culturen Nr. 25—27 weisen ziemlich schwaches Mycel auf, welches fast ausschliesslich einzelne Conidienträger erzeugt. Die Gallertscheiden sind mächtig. Untergetauchtes Mycel producirt, wenn auch nicht so reichlich, die einzelnen Conidienträger.

Kleine sitzende Fruchtform.

No.	Zahl der Versuche	Zusammensetzung des Substrates	Bemerkungen
28	17	Rohrzuckerlösungen: 1% (2 Culturen), 2% (2 C), 5% (6%), 10% (1 Cult.), 50% (2 Cult.), 75% (2 Cult.)	Sitzende Früchte (die Culturen wurden bei Zimmertemperatur 8—15° C. gehalten).

Die Rohrzuckerlösungen von verschiedenen Concentrationen wirken ganz bestimmend auf das Wachsthum von Fumago, indem sie bei einer Temperatur von 8—15° C. immer die Bildung der kleinen sitzenden (Fig. 8a) Früchte hervorrufen. Die Mycelien sind dabei in mächtigen Gallertscheiden eingehüllt. Untergetauchtes Mycel erzeugt auch massenhaft die sitzenden Früchte. Bei 75% Rohrzucker bildet sich aus Fumago-Sporen spärliches steriles farbloses Mycel. Das Maximum der Concentration des Rohrzuckers liegt für die Conidienbildung bei 60%.

Die Culturen im Thermostat bei 25° C.

Aus diesen Culturen sind nur die Culturen auf Rohrzuckerlösungen bemerkenswerth, indem Fumago bei 25% C. auch hier langgestielte Conidienträger und Conidienbüschel bildet.

Die Culturen bei circa 12° C. (im Brunnen).

Die Culturen von Fumago auf 5proc. Lösungen von Milch- und Traubenzucker erzeugen auch bei 12° langgestielte Früchte.

Die Culturen, in welchen die verschiedenen Formen nebeneinander beobachtet wurden.

No.	Zahl der Versuche	Zusammensetzung des Substrates	Bemerkungen
29	3	Pepton 5% + 1% Rohrzucker	Ausschliesslich langgestielte Conidienträger, daneben auch wenige sitzende Früchte, untergetaucht sitzende Früchte.
30	3	Pepton 0,05% + 10% Rohrzucker	Sitzende Früchte und Conidienbündel, untergetaucht, sitzende Früchte.
31	3	Pepton 1% + Rohrzucker 1% + 0,5% Knop'scher Lösung	Vorwiegend Bündelfrüchte, auch sitzende. Sehr üppipes Wachsthum.
32	2	Pepton 5% + Rohrzucker 10%	Alle drei Fruchtformen, untergetaucht vorwiegend sitzende Früchte. Man trifft auch die einfachen Fruchtformen. Ueppiges Wachsthum.
33	4	Pepton 1% + Rohrzucker 1%	Ausschliesslich Bündelfrüchte.
34	3	Pepton 0,2% + Rohrzucker 10%	Conidienbüschel, Conidienbündel und sitzende Früchte. Auch alle Uebergangsstufen zur einfachen Conidienaussprossung.
35	2	Pepton 0,2%, Gelatine 3% + Rohrzucker 10%	Auch starke Verflüssigung von Gelatine.
36		Rohrzucker 5% + Knop'scher Lösung 0,5%	Sitzende und Bündelfrüchte. Ueppiges Wachsthum.

Wie aus den mitgetheilten Versuchen ersichtlich ist, ist die chemische Zusammensetzung des Nährsubstrates einer der wichtigsten unter den auf den Entwickelungsgang von Fumago einwirkenden äusseren Factoren. In erster Linie ist sehr auffallend das Verhalten von Fumago in Peptonlösungen. Wie die Culturen Nr. 6 zeigen,

bleibt in diesem Falle das Mycel von Fumago vollkommen steril. Einige Culturen wurden während eines Monats stehen gelassen und nach dieser Zeit sorgfältig untersucht. Auch dann konnte man keinen einzigen Conidienträger finden. Die Culturen Nr. 10—18 geben uns die Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache. Das Pepton, das für manche andere Pilze einen sehr guten Nährstoff darstellt, enthält zu wenig anorganische Nährsalze, um die Conidienbildung von Fumago zu unterhalten. Bei Zusatz von 0,5proc. Knop'scher Lösung verläuft die Entwickelung wesentlich anders. Das Mycel wächst viel üppiger und bildet zahlreiche Früchte und zwar immer einzelne Conidienträger. Die Vergrösserung des Zusatzes von Knop'scher Lösung bis zu 2% hat keine andere Folge.

Ebenso zeigen die Versuche Nr. 11—13, dass 0,1% oder 0,05% von Knop'scher Lösung schon im Stande sind, die Conidienbildung hervorzurufen, ja sogar bei Zusatz von nur 0,01 proc. Knop'scher Lösung konnte man das Erscheinen von einigen Conidienträgern constatiren. Pepton ist folglich sehr wohl im Stande Fumago zu ernähren, unter der Voraussetzung, dass es genügend anorganische Salze enthält.

Nachdem die Ursache des Sterilbleibens des Mycels in Pepton aufgeklärt war, lag es nahe zu bestimmen, welche anorganische Verbindungen dabei eine Rolle spielen.

Es handelte sich um Kalium, Magnesium, Calcium, Schwefel-, Salpeter- und Phosphorsäure.

Die Versuche, die oben unter der Nr. 7, 8, 9 angeführt sind, und welche so angestellt wurden, dass die Culturflüssigkeiten ausser 1% Pepton noch alle die oben erwähnten Verbindungen mit Ausnahme von einer enthielten, haben zu folgenden Resultaten geführt.

Calcium, Salpeter- und Schwefelsäure haben sich für die Bildung der Conidien unnöthig erwiesen, indem die zahlreichen Conidien sich in Peptonlösungen bildeten, welche die betreffenden Verbindungen nicht besassen. Die Unentbehrlichkeit von Kalium, Magnesium und Phosphorsäure für die Conidienbildung folgt zur Genüge klar daraus, dass in Peptonlösungen die eine dieser Verbindungen nicht besitzen, die Entwickelung nur bis zur Bildung der Conidienträger geht.

Die Unabhängigkeit der Conidienbildung von Abwesenheit von Calcium, Schwefel und Salpetersäure, welche Stoffe für die Pilzentwickelung im Allgemeinen[1]) nothwendig sind, erklärt sich aus der

1) Nach den neuen Untersuchungen von Molisch (Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. Sitzungsberichte d. k. k. Akad. Wien 1894) und Benecke (Ein Beitrag zur mineralischen Nahrung der Pflanzen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. 1894) brauchen die Pilze für ihre Ernährung gleiche anorganische Salze, wie die grüne Pflanze.

Thatsache, dass Pepton Stickstoff- und Schwefelverbindungen in genügender Menge enthält. Der Bedarf der Pilze an Calcium ist sehr gering, so dass die Spuren von Calcium, die sich immer in destillirtem Wasser finden, schon genügend sind. Diese Versuche erlauben uns auch, die Thatsache festzustellen, dass die Conidien von Fumago in sich grössere Mengen von Magnesium, Phosphor und Kalium aufspeichern nnd in dieser Beziehung sich analog den Samen der höheren Pflanzen verhalten.

Die günstige Einwirkung anorganischer Salze auf die Conidienbildung geht auch aus der Vergleichung der Culturen von 5% Glycerin und 5% Glycerin mit 0,5% Knop'scher Lösung hervor.

In erster Cultur entwickeln sich nur wenige einzelne Conidienträger und Conidienbüschel; die zweite Cultur ist buchstäblich mit Conidienträgern bedeckt. Die Bildung der Conidien auf Kohlenhydraten ohne Beimengung von Knop'scher Lösung spricht gar nicht gegen die Unentbehrlichkeit anorganischer Salze, da die Kohlenhydrate (Zuckerarten) immer ziemlich viel Aschenbestandtheile haben.

Weiter haben wir gesehen, dass die einzelnen langgestielten Conidienträger und Conidienbüschel auch auf Mistdecoct und Gelatine sich bilden.

Da Gelatine hauptsächlich aus den mit Pepton nahe verwandten Glutin und aus anorganischen Salzen besteht, so kann man allgemein sagen, dass die stickstoffhaltigen Nährsubstrate mit geringen Mengen von anorganischen Salzen genügen, die langgestielten Conidienträger hervorzurufen.

Damit ist selbstverständlich nicht gemeint, dass die andern Substanzen solche Wirkung nicht besitzen können. Die Versuche mit verschiedenen Kohlenhydraten haben gezeigt, dass die einzelnen Conidienträger und Conidienbüschel auch in Maltose, Trauben- und Milchzucker und Glycerin sich bilden.

Anders verhält sich der Pilz in Rohrzuckerlösungen von verschiedenen Concentrationen bei einer Temperatur von 8—15° C. Hier bilden sich nur kleine sitzende Früchte.

Bei 25° C. producirt Fumago auch in Rohrzucker Conidienbüschel und Conidienbündel.

Die Bildung der sitzenden Früchte ist also zugleich an niedrige Temperatur gebunden.

Man könnte denken, dass die anderen Zuckerarten bei niedriger Temperatur auch sitzende Früchte bilden würden, aber die Versuche mit Milch- und Traubenzucker bei ca. 12° C. haben diese Vermuthung nicht bestätigt.

Die Verwandlung des Rohrzuckers bei 25° C. in Invertzucker kann man vielleicht als Ursache betrachten, dass bei 25° C. Rohrzucker anders auf das Wachsthum von Fumago wirkt, als bei 13° C.

Es sei hier noch besonders hervorgehoben, dass Fumago in gewissen Nährlösungen untergetaucht auch Früchte bildet. Er unterscheidet sich darin wesentlich von anderen Schimmelpilzen, die untergetaucht meistens nur steriles Mycel bilden. Diese Eigenschaft scheint durch die chemische Zusammensetzung des Substrates bedingt zu sein.

Die Ausbildung dieser Früchte war nur in Zuckerlösungen (Rohr-, Milch-, Traubenzucker und Maltose) und Nährsubstraten, welche Rohrzucker enthalten, zu constatiren.

Die Versuche, die in der letzten Tabelle zusammengefasst sind, wurden angestellt, um zu untersuchen, wie sich die Sache verhält bei Anwendung von Gemischen aus Rohrzucker und Pepton.

Diese stellen selbstverständlich viel günstigere Nährböden vor als die Substanzen einzeln. Die Entwickelung von Fumago ist viel üppiger. Die einzelnen Conidienträger sind selten; sie machen den Conidienbüscheln und Conidienbündeln Platz. Ausser diesen Conidienbüscheln und Bündeln entwickeln sich auch zahlreiche sitzende Früchte. Die Zusammensetzung von viel Pepton und wenig Rohrzucker, z. B. 5% Pepton und 1% Rohrzucker, ruft im Allgemeinen fast ausschliesslich einzelne Conidienträger hervor.

Viel Rohrzucker und wenig Pepton (10% Rohrzucker + 0,5% Pepton) induciren die Entwickelung von sitzenden Früchten und Conidienbündeln.

Aus den gemischten Culturen verdienen besondere Erwähnung nur die Culturen auf 10% Rohrzucker mit 0,2% Pepton und 10% Rohrzucker mit 30% Gelatine und mit 0,2% Pepton, weil diese ausschliesslich ganz einfach gebaute Formen aufweisen: entweder die schon beschriebene directe Aussprossung der Conidien von Hyphen, oder zwei- bis dreizellige aufrechte Hyphenzweige mit Conidien. Einige, sehr wenige Flaschenfrüchte wurden von mir bei sehr guter Ernährung auf Brod mit concentrirtem Traubensaft beobachtet.

Das Maximum der Temperatur für die Entwickelung von Fumago liegt oberhalb 27° C. Bei 30° C. sind die Fumagoconidien nicht mehr im Stande auszukeimen.

Die Hauptergebnisse der vorliegenden Arbeit kurz zusammengefasst sind folgende:

1. Cladosporium, Hormodendron und Dematium sind drei vollständig selbständige in keinem genetischen Zusammenhang mit einander stehende Pilze.
2. Dematium reagirt sehr deutlich auf die Einwirkungen der äussern Bedingungen. Es bildet unter gewöhnlichen Verhältnissen meistens Hefezellen. In stark concentrirten Lösungen von Rohr- und Traubenzucker tritt statt der Hefebildung nur ein steriles Mycel auf. Gleiche Wirkung hat die Verminderung des Sauerstoffdruckes. Bei 30° C. erzeugt Dematium nur Zellkörper.
3. Dematium lässt sich an höhere Temperatur angewöhnen, indem man durch lange Zeit fortgesetzte Culturen bei 30° C. schliesslich eine Hefe bekommt, welche auch bei 30° C. Hefe bilden.
4. Fumago stellt einen sehr polymorphen Pilz vor. Er besitzt mannigfaltig gestaltete Fructificationsorgane, die eine continuirliche von einfacher Conidienaussprossung bis zur Bildung von complicirten Früchten aufsteigende Reihe darstellen.
5. Die Hefe und aus der Hefe hervorgehende Formen, welche Zopf beschrieben hat, gehören sehr wahrscheinlich nicht zu Fumago.
6. Pepton mit anorganischen Salzen, Gelatine, Asparagin, Glycerin, Milch- und Traubenzucker und Maltose rufen die Bildung der gestielten Conidienträger und Conidienbüschel hervor.
7. Auf Rohrzucker bei 8—13° C. bilden sich nur sitzende Früchte, bei 25° C. langgestielte und Conidienbündel.
8. Cladosporium und Hormodendron bilden untergetaucht keine Conidien; Fumago erzeugt untergetaucht die Conidien nur dann, wenn die Nährflüssigkeit (Milch-, Trauben-, Rohr-) Zucker enthält.

Ueber Rostpilze mit wiederholter Aecidienbildung.

Von

P. Dietel.

Nachdem durch die Untersuchungen von Tulasne, namentlich aber durch die Versuche de Bary's, die gewöhnlich als Generationswechsel bezeichnete Aufeinanderfolge mehrerer morphologisch verschiedener Sporenformen bei den Uredineen als eine über jeden Zweifel erhabene Thatsache nachgewiesen worden war, wurden sehr bald die an einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Arten gewonnenen Ergebnisse in der Weise verallgemeinert, dass man annahm, es erfolge bei allen Rostpilzen der Generationswechsel nach einem und demselben Schema, lediglich mit der Abänderung, dass bei manchen Arten resp. Gattungen die eine oder andere Sporenform fehlen könne, ohne dass jedoch dadurch das Schema irgend welche andere Aenderungen erleide. Dieses Schema würde folgendermassen lauten: Spermogonien und Aecidien, Uredo, Uredo, . . . Uredo, Teleutosporen (welch letztere bei der Keimung ein Promycel mit Sporidien bilden). Fehlen also z. B. alle Sporenformen ausser den Teleutosporen, so wird diese Generation immer wieder Teleutosporen hervorbringen. Fehlt die Uredo, so müsste man einen beständigen Wechsel von Aecidien (mit Spermogonien) und Teleutosporen annehmen. Am präcisesten hat diese bisher allgemein verbreitete Auffassung Schröter in seiner Bearbeitung der Pilze Schlesiens in der Kryptogamenflora von Schlesien (III. Bd. S. 297) folgendermaassen ausgedrückt: „Spermogonien und Aecidien können nur von den Mycelien gebildet werden, welche durch das Eindringen von Sporidien erzeugt sind. Sie werden gewöhnlich nur eine kurze Zeit hindurch in einer Generation gebildet, bei manchen Arten aber sind die Mycelien der Aecidien ausdauernd und entwickeln im nächsten Jahre wieder neue Aecidien. Die Mycelien aus den Aecidiumsporen können nicht wieder Aecidien, sondern nur Uredo- oder Teleutosporen bilden, ebenso die aus den Uredosporen nur Uredo- oder Teleutosporen.“ Diese Auffassung wurde noch wesentlich befestigt durch die zahlreichen seitdem mit heteröcischen Arten ausgeführten Versuche.

Trotzdem ist es auffallend, dass man diejenigen Arten, deren Generationswechsel in das obige Schema offenbar nicht recht passt, nicht schon längst einer experimentellen Untersuchung unterworfen hat; man würde

gefunden haben, dass die verschiedenartigsten Abänderungen von jenem Schema vorkommen. Dies soll im Folgenden ausführlicher gezeigt werden.

In der Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten (III. Bd. 1893 S. 258—266) habe ich gezeigt, dass die Aecidiosporen von Puccinia Senecionis Lib. und Uromyces Ervi (Wallr.) die Fähigkeit besitzen, wieder Aecidien hervorzubringen. Dabei besteht der Unterschied, dass die Sporidien der im Frühjahr keimenden Teleutosporen von Pucc. Senecionis sowohl Aecidien als auch sogleich wieder Teleutosporen erzeugen können und dass eben diese Fähigkeit auch den Aecidiosporen zukommt, während andererseits das Eindringen der Sporidienkeime des Urom. Ervi stets nur zur Aecidiumbildung zu führen scheint. Einen anderen hieher gehörigen und zwar besonders interessanten Fall hatte — wie mir erst nachträglich bekannt wurde — Barclay bereits früher experimentell untersucht, nämlich den Generationswechsel von Uromyces Cunninghamianus Barcl.[1]) Bei dieser im Himalaya auf Jasminum grandiflorum und in Ostafrika (Somaliland) vorkommenden Art erzeugen die Sporidien keimender Teleutosporen Aecidien, denen vorangehend nur wenige Spermogonien gebildet werden. Wenn die Aecidien ein gewisses Alter erreicht haben, treten in ihnen — und zwar nur in ihnen — die Teleutosporen auf. Die Keimschläuche der Aecidiosporen erzeugen an den jungen Blättern und Stengeln der Pflanze wieder Aecidien, die der Spermogonien ganz entbehren, sich aber im übrigen genau so verhalten wie die primären Aecidien. Auf diese Weise werden während der ganzen Vegetationsperiode immer wieder Aecidien erzeugt, und innerhalb der Peridien derselben kommen auch die Teleutosporen zur Ausbildung.

Experimentelle Untersuchungen wurden noch mit folgenden Arten angestellt. Aecidiosporen des Uromyces Behenis (DC.), die im Freien erwachsen waren, wurden am 18. Juni 1894 auf mehrere dem freien Lande entnommene und nun im Zimmer weiter cultivirte Stöcke von Silene inflata ausgesät. Die Versuchspflanzen blieben zunächst nur zwei Tage lang mit einer Glasglocke überdeckt. Am 28. Juni waren die ersten Aecidien als orangefarbige Höcker sichtbar, nachdem sich die ersten Anlagen dazu schon zwei Tage vorher als wachsartig durchscheinende Punkte gezeigt hatten. Spermogonien wurden nicht gebildet. Von den Infectionsstellen aus verbreitete sich die Aecidienbildung ziemlich schnell, so dass nach mehreren Tagen die meisten Blätter der Versuchspflanzen mit ausgedehnten Aecidiengruppen be-

1) On the life-history of a remarkable Uredine on Jasminum grandiflorum. Transact. of the Linn. Soc. of London, 1891, p. 141—151.

deckt waren. Das Oeffnen der Peridien scheint sehr vom Feuchtigkeitsgrade der Luft abzuhängen, sie blieben anfangs geschlossen, öffneten sich aber durchweg, als am 2. Juli die Pflanzen abermals wenige Stunden lang mit der Glasglocke bedeckt worden waren. Teleutosporen wurden vom 2. Juli ab gebildet, teils in besonderen Lagern, teils in solchen Lagern, welche auch Aecidien erzeugten, und zwar erschienen sie mit den letzteren gleichzeitig. — Auch im Freien bildet Uromyces Behenis lange Zeit hindurch Aecidien, meist mit Teleutosporen vergesellschaftet. So gibt z. B. Magnus in seinem ersten Verzeichniss von Pilzen aus Graubünden an, dass die Aecidien auf Silene inflata noch zu Anfang November gefunden worden seien. — Ob die durch Sporidien primär erzeugten Aecidien Spermogonien besitzen, vermag ich nicht anzugeben.

Es wurden ferner die Aecidiosporen von Uromyces Scrophulariae (DC.) am 8. Juli auf die jüngsten Blätter zweier bereits einige Zeit vorher eingetopfter und im Zimmer gehaltener Pflanzen von Scrophularia nodosa ausgesät. Am 19. Juli traten auf ihnen gelbe Flecken auf, und am 21. Juli öffneten sich die ersten Pseudoperidien der auf diesen Flecken gebildeten Aecidien. Die inficirten Stellen nahmen in der Folgezeit an Ausdehnung ganz bedeutend zu unter starker Deformation der befallenen Blätter und es wurden immer zahlreichere Aecidien gebildet. Vom 12. August an wurden an denselben Mycelien auch Teleutosporen gebildet. Spermogonien fehlten auch in diesem Falle gänzlich. — Mit dieser Art wurde auch eine Sporidienaussaat am 29. April 1895 unternommen. Das benutzte Teleutosporenmaterial keimte an diesem Tage nur spärlich, reichlich dagegen am folgenden Tage. Am 5. Mai zeigten gelbliche Flecken auf den Blättern der beiden zu diesem Versuche verwendeten Pflanzen, dass die Infection von Erfolg gewesen war. Am 9. Mai zeigten sich Aecidien als kleine Pusteln, sie öffneten sich vom 12. Mai ab. Mit diesen Aecidien gemeinsam traten auch Spermogonien in geringer Zahl auf, theils einzeln stehend, theils kleine Gruppen bildend. Bemerkenswerth ist aber, dass diese Spermogonien den Aecidien nicht vorangingen, sondern mit ihnen gleichzeitig erschienen. An den in der Zwischenzeit sehr vergrösserten Infectionsstellen traten vom 25. Mai an auch Teleutosporenlager auf, die nach und nach eine ganz bedeutende Ausdehnung gewannen. So z. B. ging die Infection an mehreren Blättern von der Blattfläche auf den Blattstiel über, der infolgedessen stark anschwoll, die Epidermis platzte schliesslich und hierdurch wurden die braunen Sporenpolster freigelegt. — Auch Urom. Scrophulariae bildet bekanntlich im Freien lange Zeit hindurch Aecidien mit

den Teleutosporen gemeinsam, erstere besonders auf den jüngeren Blättern.

Unter den zahlreichen Exemplaren von Puccinia Valerianae Carest., die ich theils in meinem eigenen Herbarium, theils in anderen Sammlungen durchmustert habe, habe ich kein einziges gefunden, bei welchem nicht mit den Teleutosporen zugleich Aecidien vorhanden gewesen wären. Auch im Freien fand ich stets beide Formen gemeinschaftlich. Es liess dies mit Bestimmtheit ein den vorigen Arten entsprechendes Verhalten erwarten. Der Versuch bestätigte diese Erwartung. Am 26. Juli dieses Jahres säte ich im Fuscher Thal (Salzburg) auf die jüngsten, noch unentfalteten Blätter dreier noch sehr junger Pflänzchen von Valeriana officinalis, die ich von einer Stelle mitgebracht hatte, wo die Puccinia nicht vorkommt, die Aecidiosporen dieses Pilzes aus. Sie mussten noch eine neuntägige Reise mitmachen, während welcher sie sorgfältig mit Moos in einer Schachtel verpackt waren, doch standen sie während des grössten Theiles dieser Zeit frei in einem Glase. Am 2. August zeigten sich an dem jüngsten Blatte einer jeden Pflanze hellere Flecken, die bei zweien derselben bald den ganzen Blattstiel bedeckten, die Blattspreite war nur in geringem Maasse befallen. An dem dritten Exemplar war das Verhältniss gerade umgekehrt. Vom 8. August ab erschienen auf den hellen Flecken Aecidien — Spermogonien waren nicht gebildet worden — und am 14. August traten auf eben denselben Flecken an den Blattstielen Teleutosporenpusteln auf. Die Kultur wurde dann nicht mehr lange fortgesetzt und bot sonst nichts von Interesse.

Es ist somit für sechs Arten von Uromyces und Puccinia der Nachweis geführt, dass bei ihnen durch Aussaat von Aecidiosporen wieder die Aecidiumgeneration hervorgebracht werden kann und in der Natur thatsächlich auch hervorgebracht wird. Nur eine dieser Arten bringt Uredosporen in geringer Menge zur Ausbildung, die anderen entbehren dieser Sporenform gänzlich. Es liegt auf der Hand, dass dieselbe wegen der wiederholten Aecidienbildung vollkommen entbehrlich ist. Andererseits wird man daher aber auch erwarten müssen, dass die wiederholte Aecidienbildung bei den uredolosen Arten auch sonst noch vorkommt, wenn nicht gar allgemein ist. Aus der langen Liste von Arten, welche zur Bestätigung der Ansicht, dass dieses Verhalten ein sehr verbreitetes sei, angeführt werden könnte, mögen nur einige hier genannt und besprochen werden.

Bei Uromyces Hedysari obscuri (DC.) kann man deutlich eine primäre Aecidiumgeneration und eine secundäre unterscheiden. Die

erstere ist von Spermogonien begleitet, tritt an den Stengeln, Blattstielen und auf der Unterseite der Blätter in grösseren, aus zahlreichen Aecidien gebildeten Gruppen auf und bringt an diesen Pflanzentheilen deutliche Deformationen, oft recht erhebliche Krümmungen hervor. Die secundären Aecidien dagegen stehen einzeln auf der Oberseite der Blätter, mehr oder weniger gleichmässig über dieselbe zerstreut; sie sind gewöhnlich umgeben von Teleutosporen, welche an denselben Mycelien gebildet werden. Ueberhaupt ist das Auftreten von Teleutosporen an den Mycelien, welche vorher Aecidien gebildet haben oder auch gleichzeitig bilden, eine Eigenthümlichkeit, die die meisten dieser uredolosen Arten gemeinsam haben.

Sehr auffallend und schon von verschiedenen Autoren, z. B. von de Bary (Vergleich. Morphol. d. Pilze S. 303) hervorgehoben ist diese Eigenthümlichkeit bei dem chilenischen Uromyces Cestri Mont. Montagne schreibt darüber (Sylloge generum specierumque cryptogamarum p. 315): „Haec species eadem folia invadit cum Aecidio Cestri, sed adversae paginae locos ex diametro oppositos, quae dispositio notabilis hypothesim cl. Unger entophytos ut cellularum folii morbos considerantis infirmare aliquantum videtur.“ Nach brieflichen Mittheilungen von Herrn Dr. F. Neger in Concepcion unterliegt es keinem Zweifel, dass der in Rede stehende Modus der Fortpflanzung auch bei dieser Art statt hat. Die jüngsten Blätter tragen nur Aecidiengruppen auf ihrer Unterseite, die Teleutosporen brechen dann später an denselben Stellen auf der Blattoberseite, wenn auch nicht ganz ausschliesslich oberseits, hervor.

Bei der in Californien aufgefundenen Puccinia graminella (Speg.) sind die Aecidiengruppen von den schwarzbraunen Teleutosporenlagern umgeben und werden schliesslich von denselben verdrängt. Auch hier kommen die Aecidien längere Zeit hindurch vor und Herr Blasdale hält es laut brieflicher Mittheilung an mich für sehr wahrscheinlich, dass auch hier die Aecidienform wieder Aecidien hervorbringt.

Die Anführung dieser wenigen Beispiele aus einer beträchtlichen Anzahl mag hier genügen. Es fragt sich nun, ob vielleicht die Eigenthümlichkeit, wiederholt Aecidien zu bilden, den uredolosen Arten von Uromyces und Puccinia allgemein zukommt. Diese Frage ist zu verneinen. Ein in Mitteleuropa weit verbreiteter Uromyces ohne Uredogeneration ist Uromyces minor Schröt. auf Trifolium montanum. Nie findet man bei diesem Teleutosporen mit frischen Aecidien zusammen wie bei den bisher besprochenen Arten. Um für diesen Fall das Verhalten der Aecidien festzustellen, wurden am 9. Juni die Aecidiosporen

dieses Pilzes auf die jungen Blätter einer gesunden Pflanze des Bergklees ausgesät. Am 25. Juni erschienen mehrere Teleutosporenhäufchen, eine wiederholte Aecidienbildung findet also auf Trif. montanum nicht statt. Höchst bemerkenswerth ist daher das Verhalten dieses Pilzes auf verschiedenen anderen Trifolium-Arten in Nordamerika. Die mir von dort zu Gesicht gekommenen Exemplare (von den amerikanischen Autoren stets als Uromyces Trifolii bezeichnet, aber von dieser Art durch die kleineren und zugleich dunkleren Teleutosporen und das Fehlen der Uredo verschieden) tragen sämmtlich Aecidien und Teleutosporen gleichzeitig, obwohl sie theils im Frühling (Mai), theils im Hochsommer (Juli) gesammelt sind. In allen Exemplaren sind die Aecidien frisch entwickelt, keineswegs veraltet, und die Teleutosporen brechen vielfach unmittelbar neben den Aecidiengruppen hervor — also ganz in derselben Weise wie bei den Arten mit wiederholter Aecidienbildung und in ganz anderer Weise als bei uns auf Trifolium montanum. Es kommt zu diesem Unterschiede noch hinzu, dass auf den meisten Nährpflanzen die Teleutosporenlager von der Epidermis lange bedeckt bleiben, während auf Trif. montanum dieselbe zeitig gesprengt wird. Aber auch auf Trif. involucratum sind sie in den mir vorliegenden Exemplaren (Ellis and Everhart North American Fungi 1875 [b]) vollkommen nackt. Wegen der in allen übrigen Punkten vollkommenen morphologischen Uebereinstimmung muss man diese beiden biologisch verschiedenen Formen zu derselben Species rechnen. Als solche Nährpflanzen, auf denen der Uromyces minor in Nordamerika vorkommt und offenbar längere Zeit hindurch Aecidien bildet, sind mir die folgenden bekannt geworden: Trifolium involucratum, gracilentum, roscidum und variegatum var. major. Ausserdem gehört hierher auch noch eine in den North Am. Fungi Nr. 1875 ausgegebene Form, als deren Nährpflanze Trifolium repens angegeben ist; aber offenbar ist diese Bestimmung der Nährpflanze nicht richtig.[1]) — Spermogonien habe ich bei Uromyces minor weder auf Trifolium montanum noch auf den amerikanischen Kleearten gefunden.

Es wurden ferner die folgenden Aussaatversuche unternommen. Am 19. Mai ds. Js. wurden die Aecidiosporen der Puccinia Falcariae auf mehrere aus dem Freilande in Töpfe verpflanzte Exemplare von Falcaria Rivini ausgesät. Am 9. Juni waren auf den jüngeren Blättern vereinzelte Teleutosporenhäufchen vorhanden. Das erste Auftreten derselben ist wahrscheinlich schon einige Tage eher erfolgt, die Pflanzen konnten jedoch

1) Nebenbei sei bemerkt, dass Urom. minor in Amerika offenbar seine hauptsächlichste Verbreitung in den Weststaaten hat. Bisher ist er nur im Washington Territory, in Californien und Colorado gefunden worden.

vom 1. bis 8. Juni nicht controlirt werden. Ferner hatte eine am 1. Mai erfolgte Aussaat der Aecidiosporen von Puccinia Tragopogonis (Pers.) auf junge Pflanzen von Tragopogon pratensis, die im Vorjahre aus Samen gezogen worden waren, das Erscheinen von Teleutosporenhäufchen vom 16. Mai ab zur Folge. Bekanntlich erhielt auch de Bary bei der Aussaat der Aecidiosporen dieses Pilzes die Teleutosporenform, allerdings untermengt mit einer geringen Anzahl von Uredosporen. An Exemplaren, die im Freien durch spontane Infection entstanden sind, fehlt die Uredo auf Tragopogon stets. Es ist hier auch einer Bemerkung Plowright's (British Uredineae and Ustilagineae p. 199) Erwähnung zu thun, welcher beobachtete, dass bisweilen auf jungen Sämlingen von Tragopogon im Herbste Aecidien erscheinen. Da Plowright besonders festgestellt hat, dass die Samen aus erkrankten Köpfchen, wenn sie überhanpt keimen, gesunde Pflanzen liefern, so findet doch vielleicht vereinzelt eine durch Aecidiosporen hervorgerufene Produktion von Aecidien statt. Es bedarf dies jedenfalls noch der näheren Untersuchung. — Wenn wir nun bei dieser Art und bei Puccinia Falcariae gesehen haben, dass im allgemeinen die Aecidiosporen in dem Jahre, in welchem sie gebildet wurden, nicht nochmals neue Aecidien hervorbringen, so ist dies vom biologischen Standpunkte aus sehr wohl verständlich. Diese beiden Arten haben bekanntlich ein perennirendes Mycel, welches in jedem Frühjahr an der erkrankten Pflanze aufs Neue Aecidien erzeugt. In jedes Blatt und jeden Stengeltheil, der von der Pflanze hervorgebracht wird, tritt auch das Mycel des Parasiten ein und so ist hier auf eine noch einfachere Weise als bei den zuerst besprochenen Arten die Erhaltung und Vermehrung dieser Pilze gesichert. Wie lange bei den einzelnen Arten die Aecidienbildung anhält, vermag ich nicht genauer anzugeben; erwähnen will ich nur, dass ich auf Falcaria noch im Juli unentwickelte Aecidien fand. Diese später gebildeten Aecidien von Pucc. Falcariae und Pucc. Tragopogonis sind entweder von gar keinen oder nur spärlichen Spermogonien begleitet, während diese Sporenform gerade bei den genannten beiden Arten vor der Bildung der ersten Aecidien in überreicher Menge auftritt.

Wenn wir nun aus diesen mit einer allerdings geringen Anzahl von Arten angestellten Versuchen unter Berücksichtigung des Auftretens anderer uredoloser Arten und ihres ganzen Verhaltens einen allgemeinen Schluss ziehen, so ergibt sich, dass bei denjenigen Arten von Uromyces und Puccinia, welche Aecidien und Teleutosporen, aber keine Uredosporen bilden, die Aecidiosporen die Fähigkeit haben, wieder Aecidien hervor-

zubringen, falls sie nicht ein perennirendes Mycel besitzen, dass ihnen dagegen jene Fähigkeit im allgemeinen abgeht, wenn das Aecidienmycel in der Nährpflanze überwintert. Ebenso verhalten sich auch die wenigen Arten, bei denen Uredo nur in verschwindend geringer Menge producirt wird.

Es sind dies nun aber noch nicht alle Arten von Uromyces und Puccinia, welche die Fähigkeit der wiederholten Aecidienbildung besitzen: diese kommt sicherlich auch einigen Arten mit reichlicher Uredobildung zu. Wir knüpfen hier zunächst an eine Angabe Plowright's an. Derselbe bemerkt (l. c. pag. 152) über Puccinia Epilobii tetragoni (DC.) (= Pucc. pulverulenta Grev.), eine Art mit reichlicher Uredobildung, Folgendes: „I found in June, 1882, that the aecidiospores sown on seedlings of Epilobium hirsutum gave rise to aecidiospores in seventeen days." Zu der Zeit, wo dies geschrieben wurde, war noch nicht bekannt, dass Aecidien wieder Aecidien zu erzeugen vermögen; es ist daher auffallend, dass der Autor diese Angabe ohne jegliche weitere Bemerkung macht. Vielleicht handelt es sich also hier um ein Versehen und soll statt des zweiten „aecidiospores" heissen „uredospores". Dem gegenüber ist nun zu beachten, dass man die Aecidien dieser Art zu sehr verschiedener Jahreszeit findet. Ich fand dieselben in einem und demselben Jahre (1894) auf Epilobium tetragonum zuerst am 3. Mai und an eben derselben Stelle noch in den letzten Tagen des October. Auf Epilobium montanum haben mir dieselben in getrockneten Exemplaren auch aus sehr verschiedener Jahreszeit vorgelegen, nämlich aus den Monaten Mai bis August. Gleichwohl wäre es verfrüht, hieraus auf die Fähigkeit der Selbstreproduktion bei diesen Aecidien zu schliessen. Das Mycel derselben durchzieht nämlich, wie auch Plowright bemerkt, einen grösseren Teil der erkrankten Pflanze, so dass von einer gewissen Höhe ab alle Blätter gleichmässig mit Aecidien bedeckt sind. In dem Falle, wo die Aecidien noch im October gefunden wurden, waren es kleine, unmittelbar über der Wasserfläche, aus der die Pflanzen sich erhoben, hervorbrechende Seitentriebe, welche die Aecidien lose zerstreut trugen. Am 29. Mai d. J. säte ich auf Epilobium tetragonum gesammelte Aecidien im Zimmer auf kräftige Pflanzen derselben Art und auf Epilobium hirsutum aus. Am 9. Juni waren auf E. tetragonum reichliche, offenbar schon vor mehreren Tagen hervorgebrochene Uredolager vorhanden; auf E. hirsutum trat keine Infection ein. Es liegt allerdings ein Unterschied zwischen diesem Versuche und demjenigen, über welchen Plowright berichtet, darin, dass dieser Keimpflanzen benutzte, ich dagegen ältere Stöcke.

Weit klarer liegen die Verhältnisse bei Uromyces Trifolii (Hedw.) auf dessen Verhalten ich bereits an anderer Stelle (Sitzungsberichte der Naturf. Ges. zu Leipzig 1888, 89) hingewiesen habe. Dieser Kleerost bildet bei uns auf Trifolium pratense, hybridum, medium und fragiferum nur Uredo- und Teleutosporen. Auf Trifolium repens verhält er sich verschieden. Meist bildet er in Mitteldeutschland nur Teleutosporen. An manchen Stellen aber (z. B. bei Lichterfelde bei Berlin) namentlich in höheren Gebirgen, werden auch Aecidien gebildet, und an diesen Stellen tritt auch stets die Uredoform mit auf. Da, wo die Aecidien vorkommen, werden sie zu sehr verschiedener Jahreszeit angetroffen (Herr Prof. Magnus theilte mir mündlich mit, sie in Tirol noch in den letzten Septembertagen gefunden zu haben). Das Mycel der Aecidien ist streng localisirt, es muss also eine wiederholte Infection stattfinden. Diese wäre hier zwar durch die Uredo möglich, es ist jedoch kein einziger Fall bekannt und es spricht auch keine Beobachtung dafür, dass die Infection durch Uredo Aecidien hervorrufen könnte. Es handelt sich hier also sicherlich um eine Selbstreproduction der Aecidien. Dies ist wahrscheinlich auch der Fall bei Uromyces Cytisi (DC.), dessen Aecidien in den südlichen Theilen der Alpen vom Juli bis Ende September gefunden werden. Zwei Aussaatversuche mit dem Aecidium des Uromyces Trifolii auf Trif. repens, zu denen mir Herr Prof. Fr. Thomas Material aus Graubünden und Herr P. Sydow solches von Berlin sandte, blieben leider ohne jeglichen Erfolg. Im ersteren Falle hatten die Sporen die Keimfähigkeit sicher eingebüsst, die Kleeblätter kamen völlig vertrocknet in meine Hände.

Auf eine Art möchte ich hier noch hinweisen, deren Verhalten manche an Uromyces Trifolii erinnernde Eigenthümlichkeit zeigt, nämlich Puccinia Adoxae DC. An vielen Orten tritt nur die Teleutosporenform auf und verhält sich in diesen Fällen wie eine Mikropuccinia, ähnlich der Teleutosporenform des Uromyces Trifolii auf Trif. repens, jedoch mit dem Unterschiede, dass bei P. Adoxae das Teleutosporenmycel perennirt. An manchen Orten tritt aber auch die Aecidiumform auf, und in diesen Fällen ist die Puccinia von Uredo begleitet. Auch bei den von Schröter und von Soppitt mit dem Aecidium angestellten Aussaatversuchen bildeten sich erst Uredo- und dann Teleutosporen.[1] Merkwürdig ist nun aber, dass die Aecidiumform, deren Mycel gleichfalls in der Nährpflanze perennirt, an vielen Stellen ohne eine der anderen

1) Nach diesem verschiedenen Verhalten unterscheidet Plowrigth zwei Arten: Pucc. Adoxae nur mit Teleutosporen und Puc. albescens (Grev.) mit allen drei Sporenformen.

Sporenformen gefunden wird. So z. B. ist das Aecidium in Nordamerika nicht selten, während die Puccinia auf Adoxa bisher nur ein einziges Mal gefunden worden ist. Es ist nicht wahrscheinlich, dass wir es etwa hier mit einem zweiten zu einer heteröcischen Art gehörigen Aecidium zu thun haben, das demjenigen der Pucc. Adoxae vollkommen gliche, vielmehr ist anzunehmen, dass die Aecidiumform im Stande ist, sich selbständig zu erhalten und fortzupflanzen.

Dass dieses letztere in der That vorkommt, hat Soppitt für Aecidium leucospermum nachgewiesen (Journ. of Botany XXXI p. 273). Er säete im Mai 1892 die Sporen dieses Aecidiums auf Anemone nemorosa aus, und im folgenden Jahre erschienen auf einem der Blattsegmente einer Versuchspflanze mehrere Aecidienbecher.

Es ist also bei Pucc. Adoxae die biologische Differenzirung so weit gegangen, dass eine als autöcische Art mit allen drei Sporenformen vorkommende Species sich an manchen Orten nur in der Teleutosporenform, an anderen nur in der Aecidiumform fortpflanzt. Bei Urom. Trifolii auf Trif. repens geschieht dies nur in der Teleutosporenform, dagegen ist das Aecidium dort nicht selbständig geworden.

Auf die anderen Arten, die hier noch anzuführen wären, wollen wir nicht eingehen, vor allen Dingen wird es zur weiteren Aufklärung nöthig sein, mit diesen Arten Versuche anzustellen. Sicherlich geht aber schon aus diesen Angaben hervor, dass es nicht möglich ist, wie es bisher geschah, alle Arten über einen Leisten zu behandeln, dass auch bei den Arten mit Uredo eine Selbstreproduction der Aecidien in einzelnen Fällen stattfindet.

Suchen wir uns ferner die Frage zu beantworten, ob die Arten ohne Uredo aus solchen mit Uredo durch den Wegfall dieser Generation sich entwickelt haben oder ob die uredolosen Arten als die früheren anzusehen sind, aus denen sich dann Arten mit Uredo herausgebildet haben, so ist von vornherein zu bemerken, dass es vielleicht nicht richtig ist, diese Frage allgemein zu beantworten, dass manche Species auf die eine Weise, andere wiederum auf die andere Weise zu erklären sind. Für Pucc. Falcariae und Pucc. Tragopogonis nimmt Schröter (Entwickelungsgesch. einiger Rostpilze. Cohn's Beitr. zur Biologie der Pfl. Bd. III S. 78—82) an, dass sie von Arten mit Uredo abstammen, dass aber diese Generation überflüssig geworden sei, weil die an einem perennierenden Mycel längere Zeit hindurch hervorgebrachten Aecidiumsporen ein genügend reichliches Verbreitungsmittel bilden. Für die grosse Mehrzahl der anderen Arten, deren Aecidienmycel nicht in der Wirthspflanze überwintert, wird man eher das Gegentheil annehmen.

Denn da die Aecidiosporen ihre Keimfähigkeit nur eine sehr kurze Zeit hindurch bewahren, die Uredosporen dagegen länger, weil sie gegen ungünstige äussere Einflüsse weit besser geschützt sind, so ist es nicht gerade wahrscheinlich, dass die für die Erhaltung der Art zweckmässigere Sporenform in Wegfall gekommen und die unzweckmässigere zu reichlicherer Entwickelung gelangt sein sollte. Es ist auch zu beachten, dass bei den Arten, welche Aecidien, Uredo- und Teleutosporen zur Entwickelung bringen, der Wechsel der Generationen nur in wenigen Ausnahmefällen unregelmässig, in einer von dem eingangs erwähnten Schema abweichenden Weise verläuft, während bei den Arten ohne Uredo die Verhältnisse bei weitem nicht so gefestigt sind. Es gibt unter ihnen Arten, und vielleicht ist es die Mehrzahl, bei denen die Sporidien einer keimenden Teleutospore immer nur Aecidien hervorbringen, andererseits kann bei Puccinia Senecionis, und wohl noch in manchen anderen Fällen, jede der beiden Sporenformen sowohl die andere Form als auch wieder die gleiche Form erzeugen. Bei Uromyces Cunninghamianus entstehen Teleutosporen nur in den Aecidiumbechern, bei anderen Arten sind sie in verschiedenem Grade getrennt. Durch alle diese Eigenthümlichkeiten machte die Mehrzahl der Arten, welche keine Uredo bilden, einen primitiveren Eindruck als die uredobildenden.

In anderen Gattungen der Uredineen kommen anscheinend keine Arten vor, deren Aecidiosporen wieder Aecidien hervorzubringen vermögen. Ein neues Licht werfen aber die obigen Untersuchungen auf die Gattungen Chrysomyxa und Coleosporium. Die ursprünglich jedenfalls ausschliesslich vorhandene Teleutosporenform dieser Pilze lebte auf Coniferen, es gibt ja jetzt noch eine Chrysomyxa Abietis und ein Coleosporium Pini (letzteres in Nordamerika), die ihre Teleutosporen auf Nadelhölzern bilden. Mit dem späteren Hinzukommen der Aecidiumform war die Möglichkeit zur Herausbildung der heteröcischen Lebensweise gegeben. Ich habe nun früher bereits darauf hingewiesen (Flora 1891 S. 148), dass man aus morphologischen Gründen die Uredoform bei diesen beiden Gattungen als eine Wiederholung der Aecidiumform zu betrachten habe und dass im Verlaufe der weiteren Entwickelung diese ursprünglich einheitliche Pilzform auf den beiderlei Nährpflanzen sich in verschiedener Weise weiter entwickelt habe und so zu einer morphologischen Differenzirung gelangt sei. Diese Auffassung erhält durch die oben mitgetheilten Versuche eine wesentliche Stütze.

Physiologische Notizen.

Von

Julius Sachs.

IX.

Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen.

§ 1. In der zweiten dieser „Notizen“ (Flora 1892 p. 57) habe ich mich darüber ausgesprochen, wie zweckmässig es wäre, den eigentlich lebendigen Theil der Pflanzenzelle, den ich als Energide bezeichne, dem in der Litteratur bisher „Zelle“ genannten Elementargebilde gegenüber zu stellen und so eine grössere Klarheit in die Nomenclatur einzuführen. Die Anwendbarkeit des neu aufgestellten Begriffs auch auf die lebendigen Elementareinheiten des thierischen Körpers ergab sich von selbst. Auf diesen Punkt will ich jedoch im Folgenden nicht weiter eingehen.[1]) Es kommt mir vielmehr darauf an, dem in der genannten Abhandlung Gesagten Verschiedenes anzuschliessen, was sich, wie ich meine, am besten mit Hilfe des Begriffes: Energide klar machen lässt. Zunächst ist aber dieser selbst noch zu klären.

§ 2. Von verschiedenen Seiten wurde meine Darstellung so aufgefasst, als ob das neue Wort Energide überhaupt nur ein anderer Ausdruck für das alte: „Zelle“ sein solle; das wäre aber eine recht überflüssige Bereicherung der Sprache und wie ich glaube, habe ich deutlich genug gesagt, dass die Sache anders gemeint sei. Das Wort Energide soll nur den lebendigen, mit Energie, mit Thatkraft begabten Körper bezeichnen, der bei den Pflanzen gewöhnlich (nicht immer) in einem von ihm selbst erzeugten Gehäuse, d. h. in einer Zellstoffhaut, eingeschlossen ist. Diese entsteht auf der Aussenseite der Energide; aber auch in dem von der Energide selbst umschlossenen Raume entstehen verschiedene Gebilde, die an sich nur passive Produkte derselben sind und keine oder höchstens potentielle Energie besitzen, wie die Stärkekörner, Aleuronkörner Krystalle (von Eiweiss und Calciumoxalat). Alle diese nicht zur Energide gehörenden Ge-

1) Dies soll jedoch nicht hindern, dass ich in der folgenden Darstellung auch auf zoologische Leser rechne. Es handelt sich hier überall um Fragen, die gleichzeitig für das Thier- und Pflanzenreich gelten, nur muss ich mich betreffs der Beispiele und Einzelnheiten an die mir geläufigen botanischen Dinge halten.

bilde sind aber von ihr erzeugt und die meisten können von ihr später als Material benutzt werden, während die Bedeutung der Zellhaut vorwiegend in ihrer Festigkeit liegt und in ihrer Fähigkeit, imbibirtes Wasser zu leiten. Jede gestaltliche und physikalische, chemische Veränderung dieser passiven Gebilde wird durch die Thätigkeiten der Energide hervorgebracht; weder die Zellwände, noch die Stärkekörner, die Aleuronkörner, noch die Krystalle, werden durch eine ihnen innewohnende Kraft verändert, sie bleiben, was sie sind, wenn nicht die Energide sie beeinflusst. Allerdings können sie der Energide als Nahrungsmaterial dienen, diese also ihrerseits physikalisch und chemisch beeinflussen, speciell auch als Baustoff der Energiden zur Vermehrung der Energie beitragen; aber dies geschieht nur durch die Einwirkung der Energide selbst und nur zu der Zeit und in dem Maasse, wie es diese zur Durchführung ihrer eigenen Lebenserscheinungen für nöthig und passend findet.

Im Einzelnen sind diese Thatsachen längst bekannt und physiologisch verwerthet; es würde aber, wie ich glaube, zur Klärung unserer theoretischen Auffassungen und zur besseren gegenseitigen Verständigung beitragen, wenn man diese Thatsachen durch einen gemeinsamen Ausdruck zusammenfasste und die genannten Zellentheile mit Einschluss der organischen im Zellsaft gelösten Stoffe als die passiven Zellenprodukte (oder Energidenprodukte) der Energide gegenüberstellte.

Ganz im Gegensatz zu den passiven Zellenprodukten, ist die lebende Energide in beständiger Veränderung begriffen, so lange sie von Wasser durchtränkt ist, Sauerstoff athmet und ihre Moleküle durch Wärmeschwingungen bestimmter Intensität bewegt werden. Diese drei Einwirkungen entscheiden jedoch nur darüber, ob die Energide überhaupt die ihr eigenthümlichen Lebenserscheinungen zeigen kann; über die Art und Weise ihrer Formveränderungen, ihres Wachsthums, ihrer Reizbarkeiten u. s. w. entscheiden sie nicht; die specifischen Lebenserscheinungen (speciell die Gestaltungsvorgänge) hängen vielmehr von der inneren erblichen Natur der Energide selbst ab und ganz besonders auch die Art und Weise, wie diese auf äussere Eingriffe, zumal des Lichts, der Schwere, des Druckes, der chemischen Einwirkungen organbildender Stoffe reagirt. Bekanntlich liegt in der Erforschung dieser Eigenschaften der Energiden das tiefste Problem der Biologie und wissenschaftlichen Morphologie. Mit all diesen Lebensäusserungen aber haben die passiven Zellenprodukte unmittelbar nichts zu thun; sie liefern der Energide nur das Material zu ihrem Wachsthum und dienen ihr als Energievorrath zu ihren eigenen Ver-

änderungen, indem die Energide die in dem passiven Material verborgene potentielle Energie in kinetische Energie und Arbeit verwandelt. Unter diesen sehr mannigfaltigen Leistungen der Energide ist ohne Zweifel die merkwürdigste ihre Fähigkeit, bestimmte Gestalten selbst anzunehmen oder das von ihr verarbeitete passive Material in bestimmte Formen zu gestalten, so dass man, bis tiefere Einsicht vielleicht Besseres lehrt, von einer Gestaltungsenergie der Energiden reden darf. In besonders folgenreicher Art macht sich diese bei den Pflanzen durch die Bildung der Zellwände, deren Wachsthum und Sculptur geltend; aber auch die Gesammtform der Pflanze und die Gliederung ihrer Organe geht nur von den Energiden aus; dass die von aussen aufgenommenen Nahrungsstoffe nicht selbst formbestimmend eingreifen, zeigt die Erblichkeit der Formen bei verschiedensten Nährböden und die Verschiedenheit der specifischen Formen bei gleichem Nahrungsmaterial. Nicht die chemischen Verwandtschaften bestimmen die specifische, historisch begründete Ausgestaltung der Pflanzensubstanz, sondern die Energiden weisen den chemischen Molekülen den Weg, den sie zur Herstellung organisirter Formen zu gehen haben, ohne dass dadurch die chemischen Gesetze selbst etwa ausser Acht gelassen werden.[1]) Auch eine chemische Fabrik arbeitet nach den Gesetzen, die das Lehrbuch der Chemie kennen lehrt, aber der besondere Weg, den sie dabei einschlägt, ist ihr Geheimniss; und so auch im Organismus unter dem Einfluss der Energiden.

§ 3. Diese Bemerkungen sollten übrigens nur vorläufig und in Kürze die Energide als Ganzes den passiven Zellenprodukten gegenüberstellen. Es lohnt sich, auch die sichtbaren Theile der Energide näher in's Auge zu fassen.

In meiner zweiten Notiz sagte ich: „Unter einer Energide denke ich mir einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma, so zwar, dass ein Kern und das ihn umgebende Protoplasma als ein Ganzes zu denken sind und dieses Ganze ist eine organische Einheit, sowohl im morphologischen wie im physiologischen Sinne."

1) In der Vernachlässigung oder Unkenntniss dieses Satzes liegt die Ursache davon, dass die physiologische Chemie auf botanischem Gebiet bisher so sehr wenig geleistet hat. Veranschaulicht wird der im Text aufgestellte Satz vielleicht am einfachsten durch die Entstehung und Wirkung der Enzyme im Stoffwechsel und im Grunde beruhen auch Pfeffer's Betrachtungen über die „Election organischer Stoffe" (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28 p. 229) bei der Ernährung der Pflanzen auf demselben von mir aufgestellten Satze. Indessen würde ein ausführlicher Nachweis mich hier von meinem Hauptthema zu weit abführen.

So erscheint sie in ihrer einfachsten, primitivsten Form, z. B. als nackte Schwärmspore, als Myxoamoebe, oder in einer sehr dünnwandigen Zellkammer eingeschlossen im Vegetationspunkt oder im embryonalen Gewebe jüngster Organe (Blätter, Wurzelanlagen, Blüthenknospen, Archegonien, Antheridien und einfachsten Eizellen). Aber je nach dem zunehmenden Alter und ihrer biologischen Bedeutung, ganz besonders aber mit der Grössenzunahme der ganzen Zelle, treten weitere Differenzirungen sowohl im Kern, wie im Protoplasma der Energide auf und, bezeichnend für das Wesen des Kernes, vollziehen sich diese Gestaltveränderungen in auffallendster Weise zur Zeit der Zelltheilung und der Energidenvereinigung bei der Befruchtung. Diese in den letzten Jahren vielfach studirten Vorgänge der Karyokinese einerseits und der Differenzirung und Vereinigung der sexuellen Kerne anderseits lassen den von mir gebrauchten Ausdruck, die Energide sei ein vom Zellkern beherrschtes Protoplasmaquantum, als gerechtfertigt erscheinen.

Mit der Differenzirung gestalteter sichtbarer Theile der Energide zeigt sich zugleich, dass jeder derselben bestimmte, ihm eigenthümliche biologische Functionen übernimmt, die einander gegenseitig ergänzen, entweder in derselben Zelle (Protococcaceen, Desmidieen, Bacillariaceen u. a.) oder im Zusammenwirken zahlreicher Zellen einer vielzelligen Pflanze. Bei den einfachsten und kleinsten Energiden, z. B. in den Oscillarienfäden, den Bacterien u. s. w., ist allerdings von derartigen Differenzirungen kaum etwas zu sehen: bei den Cyanophyceen ist selbst die Vereinigung der Kernsubstanz zu einem bestimmt umgrenzten Kern noch zweifelhaft; vergleicht man aber damit das andere Extrem, die im Embryosack der Phanerogamen in Karyokinese begriffenen Zellen, so zeigt sich, wie überall in der organischen Welt, auch hier ein grossartiger Fortschritt vom Einfachen zum Complicirten, Hochdifferenzirten, der noch deutlicher hervortritt, wenn man die schönen und klaren Bilder betrachtet, die Boveri von der Eizelle des Pferdespulwurms vor und nach der Befruchtung durch ein Spermatozoon gegeben hat.

§ 4. Hier auf Einzelnheiten einzugehen, wäre bei dem jetzigen Stand der Kenntnisse theils überflüssig, theils der Unsicherheit mancher Thatsachen wegen zu gewagt. Doch dürfte es sich lohnen, einen Blick zu werfen auf die Functionen der einzelnen Theile höher differenzirter Energiden. Als solche Theile kann man zunächst unterscheiden: den Kern mit seiner Grundsubstanz und dem Nucleïn (Chromatin), ferner den Centrosomen und den Nucleolen. — Anderseits

das Protoplasma mit den Chromatophoren, unter diesen besonders wichtig die Chlorophyllkörper (Chloroplasten) und Stärkebildner oder Leucoplasten. Auch in hochdifferenzirten, grossen Energiden sind nicht immer alle diese Theile gleichzeitig vorhanden, aber Protoplasma und Kernsubstanz in irgend einer Form ist unzertrennlich, wenn es sich um lebensfähige Energiden handelt. Am schärfsten charakterisirt tritt die Verschiedenheit der Functionen bei den Chlorophyllkörpern und dem Chromatin (Nucleïn) hervor. Dass die ersteren zum Protoplasma gehören und die specifische Eigenschaft haben, die „Schwingungsenergie des Lichtäthers“ in chemische Arbeit umzusetzen, unter dem Einfluss des minder brechbaren, zumal des gelben Lichts aus Kohlensäure und Wasser Zucker oder Stärke zu bilden, ist allbekannt. Diese Thatsache gewinnt aber erst ihre ganze Bedeutung, wenn man weiss, dass aus diesem Assimilationsprodukt alle anderen Stoffe der Pflanze und somit auch der Thierwelt sich ableiten; und in der vorausgehenden Notiz habe ich gezeigt, welchen Einfluss die Eigenschaften des Chlorophylls mittelbar auch auf die Gestaltung der Pflanzen ausüben und welche Photomorphosen daraus entstehen, vor Allem die Flächenausbreitung der grünen Organe und die Blattbildung bei den verschiedensten phylogenetischen Architypen. Hier indessen fällt der Schwerpunkt unserer Betrachtung auf die Thatsache, dass das Chlorophyll nur ein Theil der Energide ist, der specifisch chemisch wirksame Theil. Den nicht grünen, farblosen Leucoplasten anderer nicht vom Licht angeregter Energiden fehlt die eine Fähigkeit der grünen Chloroplasten, nämlich die: Lichtenergie in chemische umzuwandeln, aber sie besitzen die andere, aus dem formlosen Assimilationsprodukt, dem Zucker, die in bestimmter Form auftretenden Stärkekörner zu erzeugen. Im eminentesten Sinne erscheinen also die Chloroplasten als mit specifischer Energie begabte Theile der Energiden.

Nicht so klar und allseitig festgestellt ist die charakteristische Leistung des Chromatins oder Nucleïns im Zellkern. Jedenfalls aber handelt es sich bei ihm nicht oder doch nicht vorwiegend um chemische Energie, sondern, wie man es nach der obigen Bemerkung nennen dürfte, um morphologische oder Gestaltungsenergie. Nach den Begriffsbestimmungen der Physiker und Mechaniker mag das Wort in dieser Anwendung freilich fremdartig klingen; aber das Leben selbst und vor Allem die Gestaltungsprozesse der Organismen sind eben mit den herkömmlichen Begriffen der Physik und Mechanik gegenwärtig noch nicht zu bewältigen und zu verstehen und wir Biologen haben das Recht, die Thatsachen des Lebens ebenfalls durch kurze Ausdrücke

zusammenzufassen. Die Frage ist nur, was wir unter Gestaltungsenergie verstehen wollen und auf welche Thatsachen wir das Wort anwenden. Uebrigens ist ja der Ausdruck „Energie“ von der Lebensthätigkeit der Organismen entlehnt und nur bildlich auf rein physikalische Vorgänge übertragen worden.[1]) Doch dies nur nebenbei.

Dass es die Zellkerne und in diesen die Chromatinkörper sind, welche bei den morphologischen Vorgängen an den Vegetationspunkten, d. h. bei der ersten Anlage der neuen Organe (Blätter, Sexualorgane an den Sprossvegetationspunkten, und Nebenwurzeln an denen der Wurzeln) die maassgebende Rolle spielen, dass das embryonale Gewebe ihnen diese Gestaltungsenergie verdankt, habe ich schon 1882, wo man noch wenig von dem Chromatin wusste, zu begründen gesucht.[2]) „Mir war“, sagte ich, „in dieser Beziehung immer die allgemein bekannte Thatsache von Interesse, dass in den Vegetationspunkten die Zellkerne einen auffallend grossen Raum einnehmen, die kleinen Zellen fast erfüllen und also einen erheblichen Bruchtheil der Masse des embryonalen Gewebes darstellen. Das Gewicht dieser Wahrnehmung wird nun dadurch noch vermehrt, dass wir durch Schmitz von dem Vorhandensein der Zellkerne auch in solchen Kryptogamen, wo man sie früher nicht erkannt hatte, unterrichtet sind, und dass selbst in den nicht cellulären Vegetationspunkten der Cöloblasten sehr zahlreiche Zellkerne beisammenliegen, die erst später bei dem Wachsthum auseinander rücken. Vergleicht man mit diesen Thatsachen die höchst untergeordnete Rolle, welche die Zellkerne in ausgewachsenen, grossen Parenchymzellen spielen, wo ihre Masse gegenüber dem sonstigen Zellinhalt kaum in Betracht kommt, so muss die Anhäufung der Zellkernsubstanz im Gewebe der Embryonen und Vegetationspunkte um so mehr auffallen, da nur diese Theile der Pflanzen die Fähigkeit haben, neue Organe zu erzeugen. Nun haben aber ferner die neuen Untersuchungen von Flemming, Strasburger, Schmitz u. A. gezeigt, dass im Zellkern selbst ein grosser Theil der Substanz im Wesentlichen die Eigenschaften des Protoplasmas besitzt; das dem Zellkern selbst Eigene, ihn vom Protoplasma Unterscheidende ist aber sein Gehalt an Nucleïn, dessen merkwürdige Gestaltveränderungen bei der Zelltheilung von den genannten Forschern so eingehend studirt wurden.“

---

1) Vgl. meine gesammelten Abhandl. p. 1204 Anm.

2) In „Arbeiten“ des bot. Instit. Bd. II p. 716 ff. und in Sachs, Gesammelte Abhandl. Bd. II p. 1227.

Wer sich etwa für eine weitere Ausführung des hier angeregten Gedankens interessirt, dürfte sie in dem citirten Aufsatz finden. Seitdem ist aber eine reichhaltige Litteratur entstanden, aus der sich Beweise für die Gestaltungsenergie des Chromatins entnehmen lassen. Wiederholt begegnet man der Aeusserung, dass das Chromatin des männlichen, generativen Zellkerns bei der Befruchtung die erbliche Form auf die Nachkommen übertrage, und da mit der Befruchtung der Eizelle bei Pflanzen wie bei Thieren die Gestaltungsprozesse einer neuen Ontogenese[1]) eingeleitet werden, so läuft der genannte Satz auf dasselbe hinaus, was ich als die morphologische oder Gestaltungsenergie des Chromatins bezeichne. Den schlagendsten Beweis für die Existenz derselben hat Boveri durch die Entdeckung erbracht, dass kernfreie Energidentheile einer Seeigelspecies durch die Aufnahme des (aus Chromatin vorwiegend bestehenden) Spermatozoons einer zweiten Species nicht nur zu weiterer Entwickelung angeregt werden, sondern Embryonen liefern, welche die erblichen Eigenschaften der väterlichen Species allein repräsentiren. Ein, ich möchte sagen, verblüffend einfacherer Beweis lässt sich nicht erbringen. — Jetzt übrigens, wo wir wissen, wie der entscheidende Thatbestand bei der Befruchtung der Pflanzen verläuft, lässt auch die gewöhnliche Bastardirung keinen Zweifel, dass das im Spermatozoon der Kryptogamen enthaltene Chromatin es ist, dem der Bastard seine väterlichen Eigenschaften verdankt, wobei die mit ihnen gemischten mütterlichen Eigenschaften dem Chromatin der Eizelle selbst entstammen müssen. Die Zahl der kryptogamischen Bastarde ist freilich nicht gross, aber sie dienen uns als Schema für die überaus zahlreichen phanerogamischen, insofern sie zeigen, dass es bei dem generativen Kern des befruchtenden Pollenschlauches doch nur auf das in die Eizelle übertretende Chromatin ankommt.

Wenn nun also dem Chromatin (Nucleïn) diese Gestaltungsenergie zugesprochen werden muss, so ist dabei natürlich nicht zu vergessen, dass es diese Eigenschaft eben doch nur besitzt, wenn es durch die

1) Im Gegensatz zu der herkömmlichen Auffassung, nach welcher nur die ersten Gestaltungsschritte bei der Keimung überhaupt an embryonalen Gebilden als Entwickelung bezeichnet werden, hat schon Goebel darauf aufmerksam gemacht, dass man unter diesem Ausdruck vielmehr die Gesammtheit aller Gestaltsveränderungen von der Eizelle bis wieder zur Eizelle, von der Spore bis wieder zur Spore u. s. w. verstehen solle. Ich bin derselben Ansicht, schlage aber zugleich vor, statt des Wortes „Entwickelungsgeschichte“ das kürzere und bessere: „Ontogenese“, das von Haeckel eingeführt wurde, auch für die Pflanzen zu verwenden.

Grundmasse des Kerns mit dem Protoplasma vereinigt ist; und wie innig diese Vereinigung sein muss, das zeigen die unmittelbar auf die Befruchtung folgenden Zelltheilungen mit den karyolytischen Vorgängen.[1])

Die Einwirkung des Chromatins auf das Protoplasma, besonders auffallend bei der Befruchtung, kann als eine Reizerscheinung an letzterem betrachtet werden, wie ich denn überhaupt den Befruchtungsact schon seit 1868 in meinen Büchern und Abhandlungen wiederholt als eine Reizerscheinung bezeichnet habe. Jedenfalls theilt sie mit anderen Reizerscheinungen die merkwürdige Eigenschaft, dass durch einen verhältnissmässig einfachen Anstoss oder Eingriff die weitgehendsten Wirkungen hervorgebracht werden; man denke z. B. an die Ranken, wo die einfache Berührung oder Reibung einer geeigneten Stelle zuerst eine einfache Krümmung, dann eine vielfache Umwickelung der Stütze, ferner die Einrollung des freien Theils zwischen Berührungspunkt und Basis der Ranke, weiterhin bei manchen Ranken ein kräftiges Dickenwachsthum derselben und endlich die Verholzung der Gefässbündel hervorruft; bei dem wilden Wein (Ampelopsis) stirbt die nicht gereizte Ranke sogar völlig ab.

Nun haben aber alle bisherigen Untersuchungen über die verschiedensten Reizbarkeiten der Pflanzenorgane (auch der Ranken) zu dem Satz geführt, dass sie durch das Protoplasma oder, wie ich jetzt lieber sagen würde, der Energiden, vermittelt wird und die directen Untersuchungen unter dem Mikroskop erlauben, die Reizwirkungen des Druckes, des Lichts, der Wärme, chemischer Stoffe, der Schwerkraft direct am Protoplasma hervorzurufen und sichtbar zu machen.

Damit komme ich nun wieder auf das Thema von den verschiedenen Energien der einzelnen Theile der Energiden zurück. Die Energie des Chlorophylls zeigte sich in seiner Aufnahme der Lichtenergie und der Umwandlung derselben in chemische Arbeit; die Energie des Chromatins stellt sich als Gestaltungsenergie dar — und welche hervorragende Eigenschaft haben wir nun demjenigen Bestandtheil der Energide zuzuschreiben, der speciell als Protoplasma bezeichnet wird? — Es ist eine grosse Mannigfaltigkeit von Erscheinungen, welche das Protoplasma bekanntlich darbietet; man denke nur an den Protoplasmaleib der Protozoen, der Plasmodien, Schwärmsporen, an die „Strömungen“ desselben in geschlossenen Zellen, an

1) Ueber die Centrosomen ist auf botanischem Gebiet noch zu wenig bekannt, um über ihre Beziehungen zu den Gestaltungsvorgängen im embryonalen Gewebe der Pflanzen irgend etwas von Bedeutung sagen zu können.

die mit Protoplasma und Kern erfüllten Zellen der Vegetationspunkte und anderer embryonaler Gewebe im Gegensatz zu dem sog. Primordialschlauch, der in grossen alten, aber noch lebenden Parenchymzellen eine äusserst dünne, der Zellstoffwand anliegende Haut darstellt; ferner an das mit zahllosen winzig kleinen Chromatinkernen durchsäete Protoplasma der Siphoneen, welches ich desshalb als eine Vielheit von Energiden betrachte u. s. w.

Es ist nun nicht leicht, aus dieser Vielgestaltigkeit das herauszufinden, was man als das Wesentliche und Charakteristische des Protoplasmas gegenüber den anderen Energidentheilen aufzufassen hat. Zunächst darf man aber wohl sagen, es sei der eigentliche Körper der Energide, der durch die Einwirkungen des Kerns wenigstens zeitweilig belebt wird, denn ohne diesen erlöschen die Kräfte des Protoplasmas sehr bald. Zur Bildung einer Energide sind eben beide nöthig. Auch das lässt sich hervorheben, dass die Substanz des Protoplasmas, so lange es lebensthätig ist, neben Wasser auch gelöste Stoffe in sich enthält, von ihnen durchtränkt ist, und diese Stoffe sind es offenbar, welche den Kern und die Chromoplasten ernähren, das Material zu ihrer Vergrösserung und Vermehrung hergeben; anders ist dies nicht denkbar, weil der Kern sowie die Chromoplasten, immer von Protoplasma dicht umgeben, in dasselbe eingebettet sind; in der Vacuolenflüssigkeit, dem Zellsaft, freischwimmend, werden sie niemals angetroffen. Doch komme ich auf diesen Punkt noch von anderer Seite her später zurück. Einstweilen kann das Gesagte in dem Satz zusammengefasst werden, dass in dem Protoplasma, d. h. zwischen und in seinen Molekülen, sehr verschiedene chemische Prozesse stattfinden, bei denen der eingeathmete Sauerstoff jedenfalls eine wichtige Rolle spielt, im Gegensatz zu den Chlorophyllkörpern, wo Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff entbunden wird. Man beachte, wie hierbei dicht neben einander zwei sehr energische, einander entgegengesetzte chemische Vorgänge im engsten Raume stattfinden, und das Protoplasma ist von dem Körper der Chloroplasten nicht einmal durch eine sichtbare Grenzhaut abgeschlossen.

Aber mit alledem ist das eigentlich Charakteristische des Protoplasmas doch noch nicht bezeichnet, schon desshalb nicht, weil chemische Prozesse irgend einer Art überall im Organismus stattfinden; nur bei den Chloroplasten handelt es sich um einen solchen von ganz eigenthümlicher Art und grossartiger Bedeutung. Seit 1846, wo Hugo von Mohl das Protoplasma als wesentlichen Theil der Pflanzenzelle erkannte und ihm seinen Namen gab, ja selbst schon lange vorher,

wo man es als eine Art Zellsaft betrachtete, fiel den Phytotomen nichts so sehr auf, wie seine mit fortwährenden Gestaltveränderungen verbundenen Bewegungen oder „Strömungen“, und das Interesse an ihm wuchs ganz besonders seit 1855 durch Nägeli's Studien[1]) über seine physiologischen Eigenschaften, und als sich im Anfang der 60er Jahre De Bary's „Mycetozoen“ als freilebendes „Protoplasma“ (eigentlich Energidengesellschaften) herausstellten, die Zootomen erkannten, dass der Körper der Protozoen aus derselben Substanz bestehe, und als endlich seit etwa 25 Jahren das Protoplasma als die Grundsubstanz sowohl der thierischen wie der pflanzlichen Zellen allgemein anerkannt wurde, da waren es immer wieder die wunderbaren Bewegungen, welche die Forscher beschäftigten, und zwar besonders desshalb, weil diese anscheinend ohne jeden äusseren Anstoss erfolgen, bei constanter Temperatur, constanter Beleuchtung, constanter Finsterniss, constanter Sauerstoffathmung — obgleich sich anderseits zeigte, dass das Protoplasma mit seinen Bewegungen für allerlei äussere Anregungen (Temperaturschwankungen, Sauerstoffmangel, Druck, Chemikalien, elektrische Ströme u. a.) höchst empfindlich oder reizbar ist. Das Fremdartige an den Bewegungen des Protoplasmas wird noch dadurch verstärkt, dass die Aehnlichkeit seiner sog. Strömungen mit den Strömungen von Flüssigkeiten oder schleimartiger Stoffe eine rein äusserliche, täuschende ist, mit den hydrostatischen Gesetzen der Physik gar nichts gemein hat, vielmehr auf eine innere molekulare Struktur hinweist, die ich schon 1865 als „organisirt“ bezeichnet habe.

Im Vergleich zu den zwar nicht starren, aber doch ihre Form im Allgemeinen festhaltenden Chloroplasten und Chromatinkörpern zeichnet sich also das Protoplasma vorwiegend dadurch aus, dass seine kleinsten Theile gegen einander leicht verschiebbar sind, woraus allerlei äussere Formänderungen, selbst Ortsbewegungen, wie bei den Amoeben, entspringen. Veranlasst werden diese Verschiebungen durch äussere Einwirkungen (Reize) oder sie erfolgen ohne solche bei der Circulation und Rotation des Protoplasmas. Jedenfalls sind es mechanische, kinetische Vorgänge im Innern des Protoplasmakörpers, die ganz einzig in ihrer Art dastehen und als das am meisten Charakteristische desselben hervortreten. Wenn ich daher den Chromatinkörpern vorwiegend Gestaltungsenergie, den Chloroplasten photochemische Arbeit als besondere Merkmale zuschrieb, so könnte das Protoplasma wohl durch seine kinetische Energie und kinetischen Reizerscheinungen überhaupt als endokinetisch charakterisirt werden.

1) Pflanzenphysiologische Unters. von Nägeli und Cramer.

§ 5. So unergründlich und für physikalisch-chemische Erklärungen unerreichbar, wie die Gestaltungsenergie der Chromatinkörper und die chemische Energie der Chloroplasten, sind vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus bis jetzt auch die Bewegungen und die Reizbarkeiten des Protoplasmas. Diese drei fundamentalen Thatsachen des Pflanzenlebens sind in der Energide vereinigt; sollte es dereinst gelingen, auch sie den physikalischen Vorstellungen einzuordnen, erst dann wird die Frage gelöst sein, die als die schwierigste und letzte der Naturwissenschaft zu betrachten ist. Ich glaube aber, dass zur Erreichung dieses Zieles noch wenigstens zweierlei nöthig ist: erstens eine viel bessere Erkenntniss der Energiden und eine wesentliche Vertiefung der physikalisch-chemischen Vorstellungen von dem Wesen der Naturkräfte und der Materie überhaupt.[1]) Die erste dieser Forderungen aber wird, wie ich überzeugt bin, leichter zu erfüllen sein, wenn man sich daran gewöhnt, nicht mehr die Zelle, wie bisher, sondern die Energide als das ursprünglich Lebendige zu betrachten und in den einzelnen Theilen der Energide selbst die Träger bestimmter Energien zu erblicken; für den Zoologen mag dies vielleicht von geringerem Gewicht sein, desto nöthiger ist es aber für die botanische Forschung, besonders wenn es sich um Wachsthum und Gestaltung der Pflanzenorgane, um die Entstehung von Mechanomorphosen als Reizwirkungen und um causale Morphologie überhaupt handelt. — Schon bei der Abfassung meines Lehrbuchs seit 1868, wo ich genöthigt war, die Zellenlehre nach den von Hugo von Mohl und Nägeli entwickelten und noch in den 70er und 80er Jahren allgemein herrschenden Gesichtspunkten und Anschauungen darzustellen, fühlte ich die durch den üblichen Begriff „Zelle“ hervorgerufene Verwirrung, welche die Behandlung der Morphologie und Physiologie mit beeinflussen musste; das dadurch bedingte Missbehagen steigerte sich noch bei der Abfassung meiner „Vorlesungen“ (1882 und 1887). Die Herstellung derartiger Bücher, wenn es der Autor nur ernst meint, hat aber das Gute, dass er genöthigt ist, den inneren Zusammenhang der verschiedensten Thatsachen immer von neuem zu prüfen und die fundamentalen Mängel der herrschenden Anschauungen aufzufinden;

---

1) Gerade in den Tagen, wo ich dies schrieb, hat Prof. W. Ostwald bei der Naturforscher-Versammlung in Lübeck seinen ideenreichen Vortrag: „Die Ueberwindung des wissenschaftlichen Materialismus“ gehalten, aus dem eine neue Auffassung der gesammten Naturerscheinungen, einschliesslich der Lebensvorgänge sich entwickeln dürfte. Mit der bisherigen Atomistik und Mechanik sind nun einmal die Grundprobleme des Lebens nicht zu lösen.

und einen solchen erkannte ich schliesslich in dem herrschenden Gebrauch des Wortes Zelle, worüber ich mich 1892 (in der Flora) in dem Aufsatz „Energiden und Zellen“ ausgesprochen habe. Von einem Begriff „Zelle“ konnte man auf botanischem Gebiet gar nicht reden, da ein solcher sich nicht abgrenzen (definiren) liess. Jetzt aber lässt sich eine Definition geben: Zelle ist die von einer Energide bewohnte Zellstoffkammer.

§ 6. Dass man den Unterschied von Energide und passiven Zellprodukten im Einzelnen schon längst mehr oder minder deutlich erkannt hat, zeigt die Litteratur; nur unterliess man es, die principielle Wichtigkeit desselben hinreichend zu betonen. So erklärt es sich, dass Nägeli (1858) als das Schema eines organisirten Körpers die Stärkekörner hinstellen konnte, denen er die Zellwand als ein ebenfalls im emphatischen Sinne des Wortes organisirtes Gebilde anschloss, also zwei von den passiven Zellprodukten, die nicht zur lebendigen Energide gehören, zwei Gebilde, die von den Energiden erzeugt werden, denen jede eigene Energie fehlt. Nägeli's Ansicht fand allgemeinen Anklang, sie blieb die maassgebende und herrschende bis auf den heutigen Tag. Wenn man ein pflanzliches oder auch thierisches Gebilde als ein solches mit organisirter Molekularstruktur bezeichnen wollte, so fragte man nur, ob letztere mit der der Stärkekörner oder Zellhäute übereinstimme u. s. w. Die Molekularstruktur der Stärkekörner und Zellwände gewann eine Bedeutung in der Litteratur, die in keinem Verhältniss zu ihrer biologischen Bedeutung steht.

Nun aber ist wohl die Frage erlaubt: soll man die Molekularstruktur der mit Energie begabten Energidentheile, von denen alle Lebensthätigkeiten abhängen, als organisirt bezeichnen oder mit Nägeli gerade die passiven Zellenprodukte, die von jenen erzeugt und zum Theil wieder unter dem Einfluss der Energide aufgebraucht werden. Protoplasma mit einem Kern ist ein lebendiges Ding; Zellwand und Stärke liegen träge da, sind physikalisch-chemische, nicht lebendige Gebilde. — Ich denke, unter solchen Umständen kann doch wohl kein Zweifel sein, dass der Ausdruck „organisirt“ demjenigen Gebilde zuerkannt werden sollte, welches das Wesentliche an jedem Organismus ist, also der Energide und ihren mit Energie begabten Theilen, dem Protoplasma und dem Kern, sammt dem Chromatin und den Centrosomen. Wären die Stärke und Zellstoffwände das eigentlich Organisirte, so müsste man zugeben, dass der Thierkörper überhaupt nicht organisirt sei, da ihm beides fehlt. — Zu alledem kommt

noch, dass es Nägeli selbst war, der die Molekularstruktur der Stärkekörner und Zellhäute als eine der Krystallstruktur ähnliche zu erweisen suchte, obgleich er das Wachsthum dieser passiven Zellentheile durch Einlagerung irrthümlich stattfinden liess. Durch seine spätere Micellartheorie wurde an alledem im Grunde nichts gebessert oder verändert.

Schlägt man die neuesten Lehrbücher der allgemeinen Botanik nach, so findet man, dass diese Ansichten zwar nicht mehr die hervorragende Bedeutung haben, wie vor 10—20 Jahren, aber doch keineswegs durch Besseres ersetzt worden sind.[1])

Diesen Ansichten gegenüber finde ich mich nun veranlasst, die Struktur der Stärkekörner und Zellhäute als eine solche von nicht organisirten Körpern zu betrachten, weil diese Gebilde eben nicht als lebende gelten können und weil wir den Begriff des Organisirten doch wohl nur den mit Lebensenergie begabten Energiden reserviren müssen; das, was die Zootomen Zelle nennen, entspricht im Allgemeinen unseren pflanzlichen Energiden, und so ergibt sich ganz von selbst, dass es in beiden Reichen die unmittelbaren Lebensträger sind, deren Molekularstruktur als die organisirten gelten sollte.

Damit hängt nun aber noch ein anderer höchst bedeutungsvoller Punkt zusammen, nämlich die Frage nach der Ernährung und dem Wachsthum der Energidentheile, eine Frage, die unter dem Eindruck der Nägeli'schen Theorie kaum aufgeworfen, geschweige denn ausführlich bearbeitet worden ist. Vor Allem ist dabei ein wahres Knäuel von Irrthümern zu entwirren; denn zu dem vorhin Gesagten muss noch hervorgehoben werden, dass Nägeli das Wachsthum der Stärkekörner und Zellwände durch Einlagerung (Intussusception) stattfinden liess, während wir jetzt wissen, dass das der Stärkekörner überhaupt, das der Zellwände wenigstens in der Dickenrichtung durch Anlagerung (Apposition) stattfindet. Mit der Abweisung der Intussusception bei den passiven Gebilden fällt aber auch von selbst die Selbsttheilung derselben fort, die Nägeli für die Stärkekörner irrthümlich in Anspruch nahm, die aber jetzt ebenfalls widerlegt ist. Mit diesen An-

---

1) Der Verfasser eines Lehrbuchs ist oft in der Lage, dass er fremde Irrthümer auf eigene Rechnung nehmen muss, da es seine Pflicht ist, die herrschenden Ansichten zu referiren und weil es auch für den Selbstdenkenden sehr schwer ist, sich von den Vorurtheilen seiner Zeit frei zu machen; so erging es auch mir und dies mag zur Entschuldigung dafür dienen, dass ich hier auf Grund eigenen Denkens, Nägeli's Ansichten, die ich früher für richtig hielt, nunmehr als Irrthum hinstellen muss; übrigens sind Jahrzehnte darüber hingegangen.

sichten Nägeli's wäre es aber ganz unmöglich, die Continuität de embryonalen Gewebe und ihre Bedeutung zu verstehen.

Fassen wir also das Gesagte kurz zusammen, so ergibt sich: di Stärkekörner und Zellwände der Pflanzen sind als nur passive Pro dukte der Energiden nicht als organisirt zu bezeichnen, da diese Ausdruck für die eigentlich lebendigen Gebilde der Thiere und Pflanzen d. h. für die Energiden, zu reserviren ist; und zweitens: das Wachsthum und dem entsprechend die Ernährung der nicht organisirten passiven Zellenprodukte geschieht durch Apposition. Dagegen lässt sich behaupten, dass das Wachsthum und die Ernährung der Energidentheile des Kerns, des Chromatins, der Centrosomen, des Protoplasmas und der Chromatophoren (zumal der Chlorophyllkörner) durch Einlagerung neuer Moleküle zwischen die vorhandenen geschieht, also durch Intussusception.

Während es nun für die gesammte Biologie ziemlich gleichgiltig ist, ob das Wachsthum der Stärkekörner durch Einlagerung oder durch Anlagerung neuer Moleküle vor sich geht, da sie ohnehin bald entstehen, bald vergehen, also von ephemerer Bedeutung sind, liegt die Sache ganz anders bei den Energidentheilen; denn diese sind nicht ephemer, sie bilden die embryonale Substanz, die Trägerin der Erblichkeit, sie stellen die Continuität der Generationen her, sie sind es, an denen sich die Ontogenese der Individuen und die phylogenetische Verkettung der Species und Typen vollzieht; und dies leisten die Energidentheile dadurch, dass sie ausschliesslich durch Intussusception wachsen und sich ausschliesslich durch Selbsttheilung vermehren, aber nicht durch Neubildung entstehen (gleich den Zellhäuten, Stärkekörnern, Krystallen).

§ 7. Man sieht aus diesen wenigen Sätzen, dass die Frage nach dem Wachsthum der Energidentheile eine der Fundamentalfragen der gesammten Biologie und der Descendenztheorie ist, denn wenn diese Gebilde niemals durch Neubildung und nur durch Selbsttheilung entstehen, so ist damit die Continuität der embryonalen Substanz im Laufe der geologischen Zeiten und der gesammten phylogenetischen Entwickelung gegeben und erklärt.

Bedenkt man die ungeheure Wichtigkeit dieser Sätze, so erscheint es fast gewagt, sie auszusprechen, ohne ganze Bände von Beweisen für ihre Begründung beizubringen; aber gestützt auf die den Histologen alltäglichen Thatsachen bedarf es eben nur kurzer Hinweise auf Bekanntes, um das Gesagte einleuchtend zu machen.

Die Hauptfrage dreht sich um die Ernährung der Energidentheile, die mit ihrem Wachsthum so unmittelbar verbunden ist, dass eines ohne das andere gar nicht gedacht werden kann.

Sehr einfach liegt die Sache betreffs des Protoplasmas. Es besteht wenigstens in der Hauptsache aus eiweissartigem Stoff, der sich in der Vacuolenflüssigkeit grösserer Zellen als Lösung im chemischen Sinne des Wortes vorfindet. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass auch dass Protoplasma selbst von einer solchen Lösung durchtränkt ist und bei den sehr kleinen, vacuolenfreien Energiden der Vegetationspunkte und anderer embryonaler Gewebemassen ist das überhaupt nicht anders möglich. — Aber Eiweisslösung ist noch kein Protoplasma, sie unterscheiden sich, wie Nicht-Organisirtes vom Organisirten: aus der Lösung muss ein Molecularbau ganz anderer Art entstehen. Ob bei dieser molecularen Strukturveränderung auch wesentlich chemische Processe mitwirken, ist unbekannt. — Sicher ist aber, dass aus Eiweisslösung niemals „von selbst" gewissermaassen durch generatio spontanea oder durch „Niederschlag" neues Protoplasma sich bildet. Die Vermehrung der Protoplasmamoleküle findet nur im schon vorhandenen, organisirten Protoplasma selbst, zwischen seinen Molekülen statt. Die Moleküle des schon vorhandenen Protoplasmas, zwischen welche die Eiweisslösung eindringt, besitzen allein die Energie, aus den Eiweissmolekülen Protoplasmamoleküle[1]) zu machen und diese zwischen sich einzulagern. Die Entstehung von Protoplasmamasse setzt also immer schon vorhandenes Protoplasma voraus; wie aber solches zuerst entstanden ist, bleibt unbekannt; auch wenn es den Chemikern gelänge, Eiweisslösung aus ihren Constituenten zu erzeugen, so wäre damit also noch lange nicht die Bildung und das Wachsthum von Protoplasma gegeben. Mit einem Wort, das Protoplasma wächst nur durch Intussusception, von einer blossen Anlagerung der Eiweissmoleküle an die Oberfläche des schon vorhandenen Protoplasmas kann keine Rede sein, wobei als Oberfläche auch die Wandung der Vacuolen zu denken ist.

---

1) Oder vielleicht besser gesagt, ein bewegliches Gerüst von solchen, was auch der „Wabigen Struktur" Bütschli's ungefähr entspräche. Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf eine von mir beobachtete, aber, wie es scheint, kaum beachtete Thatsache aufmerksam machen, die ich 1858—1862 mehrfach beschrieben habe. Behandelt man junge Sprosse und Wurzelfäden mit Kupfervitriol und Kalilauge, so entsteht in den Leitbündelsträngen die intensiv violette Färbung als Reaction der in ihnen enthaltenen Lösung von nicht organisirtem Eiweiss; diese aber tritt nicht ein in den noch jungen Energiden der anderen Gewebemassen; jenes ist gelöstes, nicht organisirtes Eiweiss, diese aber bestehen aus organisirtem Eiweiss. (Vgl. meine „Gesammelten Abhandl." p. 652.)

Das Wesentliche dieser Vorstellungsweise können wir ohne Weiteres auf das Wachsthum der Chloroplasten (überhaupt der Chromatophoren und Leucoplasten) übertragen. Auch sie entstehen niemals in wässriger Flüssigkeit, im Vacuolensaft; sie sind jederzeit im Protoplasma selbst eingebettet, aber die frühere Vorstellung, dass neue Chloroplasten „von selbst" in diesem sich bilden, darf jetzt als irrthümlich gelten; die Chloroplasten entstehen nur durch Theilung schon vorhandener und diese Theilung erfolgt erst, wenn sie bis zu einem bestimmten Maasse herangewachsen sind. Dieses Wachsthum der Chloroplasten aber kann, wie aus ihrer Form, Struktur u. s. w. zu schliessen ist, nur durch Einlagerung von geeigneter Nahrungssubstanz zwischen die schon vorhandenen Moleküle stattfinden. Diese letzteren aber stammen aus dem umgebenden Protoplasma. Ob sie in diesem schon vorgebildet sind, ist unsicher und viel wahrscheinlicher ist, dass die aus dem Protoplasma in die Chloroplasten eintretende Nahrungssubstanz erst zwischen den Molekülen chemisch verändert und zugleich in dem Molecularbau des Chloroplasten eingeschaltet wird. Betreffs des Farbstoffs ist dies ja ohne Weiteres klar, da er sich niemals (etwa als Lösung) im umgebenden Protoplasma vorfindet, was doch leicht zu sehen wäre, und dass im Chlorophyllkörper selbst chemische Processe stattfinden, zeigt das nachträgliche Ergrünen der gelben Chloroplasten etiolirter Organe am Licht. Zudem ist ja das Chlorophyllkorn eine chemische Fabrik von grösster Leistungsfähigkeit, wie die Entstehung der Assimilationsprodukte, zumal der Stärke, resp. des Zuckers im Innern der Chlorophyllmasse zeigt.[1]) Die Hauptsache aber bleibt für unsere Betrachtungen, dass die Chloroplasten, ebenso wie die anderen Chromoplasten durch Intussusception wachsen und sich nur durch Theilung vermehren; könnte bei den gewöhnlichen kleinen Chlorophyllkörnern noch ein Zweifel darüber bestehen, so ist dieser bei den eigenartigen Chlorophyllbändern, Platten und Sternen der Desmidieen, Bacillariaceen, Spirogyren u. a. nicht möglich. Ist das Gesagte aber richtig, so stammen alle Chlorophyllkörner eines Baumes von einem oder einigen solchen ab, die in der Eizelle, resp. Spore vorhanden waren.

Was endlich die Chromatinkörper betrifft, so mag von diesen ungefähr dasselbe, wie von den Chloroplasten gelten; da sie aus

1) In einem Quadratmeter der dünnen, grünen Blattlamelle des Kürbis und Tabaks entsteht (in den Chloroplasten derselben) bei kräftiger Beleuchtung in einer Stunde ca. 1 g Stärke aus zersetzter Kohlensäure, wie ich 1884 festgestellt habe. (Gesammelte Abhandl. p. 354.)

einem wesentlich anderen Stoff bestehen, als die plasmatische Grundsubstanz des Zellkerns; da aber ferner von einer dem Chromatin gleichen Substanz sonst in der ganzen Energide nichts zu sehen ist, so muss auch hier eine zwischen die schon vorhandenen Chromatinmoleküle einwandernde Nährsubstanz erst in neue Chromatinmoleküle umgewandelt werden. Der einzelne Chromatinkörper wird dadurch grösser und theilt sich nun in mehrere. Jedenfalls findet das Wachsthum der Chromatinkörper durch Intussusception statt und ihre Vermehrung durch Theilung, nicht durch Neubildung, was auch von den Centrosomen gelten wird.

Ich lege auf diesen Punkt desshalb so grossen Werth, weil, wie schon oben angedeutet, die Continuität der embryonalen Substanz dadurch eine feste, thatsächliche Grundlage gewinnt und die Erblichkeit sowohl in ontogenetischer, wie in phylogenetischer Beziehung auf ein materielles Substrat übertragen wird. Entstehen aus einer Energide zwei Tochterenergiden, so besteht jede der letzteren aus Theilen, die schon in der Mutterenergide gebildet worden sind und jetzt nur in derselben Weise weiter zu wachsen brauchen, wie jene; und so geht es mit den Enkeln und Urenkeln weiter. Die primäre Ursache der Erblichkeit liegt dann aber in dem Wachsthum der Energidentheile durch Einlagerung und in ihrer ausschliesslichen Vermehrung durch Theilung. Nur so wird der erbliche Zusammenhang von Eltern und Nachkommen hergestellt und begreiflich.[1]) Dies wäre aber nicht der Fall, wenn aus gelösten Stoffen neue Protoplasten, neue Chloroplasten, neue Chromatinkörper und Centrosomen entstünden. So verhalten sich aber die Stärkekörner und die Zellwände, welche aus dem Protoplasma ausgeschieden oder abgeschieden werden und jedes Mal neu entstehen. Sie sind der Energide gegenüber blosse gelegentliche passive Produkte, ohne eigene Lebensenergie; sie können sich

---

1) Jede Tochterenergide besitzt in sich Moleculargruppen, welche in der Mutterenergide entstanden sind und nun denselben Ernährungs- und Gestaltungsprozess fortsetzen. Geht man von der Scheitelzelle aus, so wird das Segment nur einen Theil der in jener durch Einlagerung entstandenen Moleculargruppen enthalten; noch geringer wird die Masse der letzteren in den Theilzellen eines Segmentes sein und in den späteren Energiden der jungen Organe wird deren Zahl immerfort abnehmen. Daraus folgt aber, dass nicht die Moleküle selbst sich im Laufe der successiven Ontogenesen erhalten, sondern der Ernährungs- und Gestaltungsprozess thut dies, vergleichbar etwa einer Wasserwelle, in welcher nicht die Wassertheile fortschreitend durch den Raum sich bewegen, sondern nur die Schwingungsform dieselbe bleibt und fortschreitet. Freilich kann diese Vergleichung leicht missverstanden werden.

nicht durch Theilung vermehren, sie gehen nicht in infinitum aus einer Zelle in ihre Nachkommen über, wenn auch immerhin einzelne Stärkekörner bei der Theilung der Energide passiv mit in die Tochterzellen gelegentlich übergehen und einzelne Zellwandstücke der Mutterzelle nach der Zelltheilung den Tochterzellen mit zu Gute kommen.

Ich denke, eine solche Klarheit über die fundamentalsten Fragen der Biologie, wie sie durch eine scharfe Sonderung der Begriffe Energide und Zelle zu erreichen ist, dürfte doch zeigen, dass es sich hier nicht bloss um eine veränderte Nomenclatur handelt.

§ 8. Die Lebensvorgänge der Pflanzen vollziehen sich in sehr kleinen Räumen, in den von je einer Zellwand eingeschlossenen Energiden. Selbst wo der Mikroskopiker von ziemlich grosszelligem Parenchym der Metaphyten (z. B. in Laubblättern, saftigen Sprossaxen, Knollen, Pericarpien u. s. w.) redet, beträgt das Volumen einer Zelle ungefähr nur $^1/_{100000}$ cmm^3. Noch viel kleiner sind die Zellen der einfachsten Protophyten, zumal der Cyanophyceen, auch in ausgewachsenem Zustand, und Nägeli rechnete sogar 30 Millionen Mikrococcen auf einen Cubikmillimeter Raum. Trotz der vielfachen Einzelgebilde, welche in einer der grösseren Gewebezellen bei starken Vergrösserungen zu sehen sind, ist es für das an die gewöhnlichen Dimensionen der sichtbaren Gegenstände gewöhnte Vorstellungsvermögen des Menschen doch kaum möglich, solch kleine Räume zu denken, ähnlich wie die Entfernungen der Fixsterne sich vorzustellen. — Auch der Fachmann thut gut, bei seinem Nachdenken über histologische Dinge zuweilen nicht nur an die relativen, sondern auch an die absoluten Grössen seiner Objecte zu denken; denn wenn auch die Unzulänglichkeit unseres Sehvermögens durch die Vorzüglichkeit der neueren Mikroskope zum Theil ausgeglichen wird, so ist damit die wissenschaftliche und objective Bedeutung der absoluten Raumgrössen im mikroskopischen Bau der Organismen noch keineswegs abgethan. In meiner VI. Notiz (Flora 1893 p. 49) habe ich versucht, Einiges über die Beziehungen zwischen Grösse und Organisation klar zu legen und die Aufmerksamkeit der Forscher auf dieses bisher so gut wie gar nicht bearbeitete Thema zu lenken, weil es sich dabei ebenfalls um causale Morphologie handelt.

Was mich damals besonders interessierte, war die Thatsache, dass die Zellen (resp. Energiden) eine gewisse mittlere Grösse nicht übersteigen, einer bestimmten „Ordnung von Raumgrössen“ angehören, deren eine Grenze ungefähr da liegt, wo das menschliche Auge seinen Dienst versagt, während die untere Grenze mit der des mikroskopischen

Sehens ungefähr zusammenfällt und jenseits deren die Speculation über Moleküle beginnt. Innerhalb dieses immerhin sehr grossen Spielraums von Grössenunterschieden ist es aber wieder ein mittleres Volumen von ungefähr $^1/_{100\,000}$ cmm^3, um welches sich, wie gesagt, die Volumina der Pflanzenzellen, auf- und abwärts gehend, gruppiren.[1])

Das Merkwürdige an der Sache schien mir nun, dass diese Grössenordnung, in der die Zellen sich halten, nicht wesentlich überschritten wird, wenn auch die aus ihnen aufgebauten Pflanzen die allerverschiedensten Grössen haben; grosse Pflanzen bestehen nicht aus grösseren, kleine Pflanzen nicht aus kleineren Zellen; es gibt kein bestimmtes Grössenverhältniss zwischen Zellen und den aus ihnen aufgebauten vielzelligen Pflanzen. Die Zellen (resp. Energiden) gehören ein für alle Mal einer bestimmten Grössenordnung an, die nur nach kleinen Bruchtheilen von Millimetern linear, nach Cubikmikromillimetern im Volumen rechnet, gleichgiltig, ob der ganze Organismus Milligramme oder Kilogramme wiegt und entsprechendes Volumen einnimmt.[2]) — In der Notiz VI versuchte ich, diese Thatsache nicht zu erklären, sondern nur anschaulich zu machen, indem ich die Zellen mit Bausteinen und die vielzelligen Pflanzen mit Gebäuden verglich, wobei sich leicht ergibt, dass die Bausteine eine gewisse Grösse nicht übersteigen dürfen, wenn alle Einzelnheiten der Architektur und Sculptur ihren gewünschten Ausdruck finden sollen. Das ist aber, wie gesagt, nur eine Veranschaulichung der Thatsache, aber keine Erklärung dafür, dass die Zellen überhaupt so klein sind, wie schon daraus hervorgeht, dass auch die frei und vereinzelt, zumal im Wasser lebenden Zellen (Schwärmsporen, Bacillarien, Protococcen u. s. w.) derselben Grössenordnung angehören, wie die Gewebezellen der Metaphyten. Betreffs der letzteren würden sich mancherlei teleologische Erklärungen aufstellen lassen und die Darwinianer würden schwerlich ermangeln, auch hier den Kampf ums Dasein und die Selection walten

---

1) Als mittlere lineare Dimension wurde nach sehr zahlreichen Messungen $^2/_{100}$ mm angenommen.

2) Wo gelegentlich Zellen von colossaler Grösse vorkommen, da handelt es sich um Gebilde, die so zu sagen nur noch nach älterem Begriff als Zellen gelten können, in ihrer Jugend Energiden waren, dann aber Nahrungsbehälter geworden sind: so z. B. die Makrosporen der Marsiliaceen, Salvinien und Isoëten, die gleich den Dotterbehältern der Vogeleier neben einem grossen Vorrath passiver Produkte nur an einer beschränkten Stelle eine lebensfähige Energide einschliessen, aus der sich der neue Organismus unter Benutzung jenes Vorraths entwickelt. Gerade in solchen Fällen zeigt sich, wie nützlich es ist, Energide und Zelle scharf zu unterscheiden.

zu lassen. Aber die frei lebenden Zellen der Protophyten würden da doch wohl grosse Schwierigkeiten bereiten; bei ihnen würde sogar der durchschlagendste, für die Gewebepflanzen etwa geltend zu machende Grund wegfallen, dass nämlich durch die Kleinheit der Zellen die Festigkeit des ganzen Pflanzenkörpers erhöht wird. Thatsächlich ist das ja richtig, aber für die im Wasser lebenden Protophyten ist es unnöthig, zumal wenn man beachtet, dass sie nahezu das specifische Gewicht des Wassers haben, und mit dem Kieselpanzer der Bacillarien liessen sich wohl tausendfach grössere Zellen mit der nöthigen Festigkeit bilden. Man könnte vielleicht einwenden, für die Siphoneen, zumal für die grossen marinen Formen (Caulerpa, Penicillus, Udotea u. s. w.) treffe etwas Aehnliches ja doch zu. Das wären aber doch nur wenige Formen im Vergleich zu den vielen kleinzelligen Protophyten, und dabei müsste man die Siphoneen für einzellig halten, was sie doch nur betreffs der Zellhaut, nicht aber bezüglich des lebenden Inhaltes ihrer Schläuche sind. Gleich den Siphoneen unter den Algen sind auch die Mucorineen und andere Phycomyceten coeloblastisch gebildet; aber im Gegensatz zu jenen zeigen sie, dass bei unserer hier behandelten Frage die Rücksicht auf die Festigkeit des Zellenbaues eine untergeordnete Rolle spielt, denn die Mucorineen, obgleich zum Theil in der Luft vegetirend, sind wohl die zartesten aller Pflanzengebilde, durch jede Berührung, jeden Windhauch verletzt; man erinnere sich hier nur z. B. an einen kräftig auf Brod vegetirenden, von einer grossen Glasglocke bedeckten Mucor stolonifer!

Dass die Kleinheit der Zellen in keinem Verhältniss zur Grösse der mehrzelligen Pflanzen steht und dass die vereinzelt lebenden Zellen der Protophyten sich in derselben mittleren Grössenordnung halten, kann nur im Wesen der Energiden begründet sein und auf den richtigen Weg zur Beantwortung der Frage, wie das zu verstehen sei, leitet uns gerade die Betrachtung der Siphoneen und sonstigen Coeloblasten. Die in dem Zellstoffschlauch derartiger Pflanzen enthaltene reichliche Protoplasmamasse ist von zahlreichen sehr kleinen Zellkernen durchsäet, die ähnlich wie bei den vielzelligen Pflanzen in den Vegetationspunkten dicht beisammen liegen, mit dem Wachsthum der Zweigschläuche aber mehr und mehr auseinander rücken. Entfernt man ein Quantum des Protoplasmas, in welchem zugleich Kerne liegen, aus dem Schlauch, so umhüllt es sich mit einer Zellstoffhaut und wächst dann weiter, so z. B. bei Vaucheria. — Diese Thatsachen führten mich zu der Ansicht, dass jeder der vielen Kerne mit einer

ihn umgebenden kleinen Protoplasmaportion eine lebendige Einheit, eine Energide, bildet, nur unterbleibt bei den Coeloblasten die scharfe Abgrenzung der benachbarten Energiden, wie sie bei den Metaphyten oder Gewebepflanzen stattfindet.

Damit gewinnt nun die Frage, die uns hier beschäftigt, eine andere Wendung; es handelt sich nicht mehr um die Kleinheit der Zellen und der Energiden selbst, sondern um die Frage, warum jeder Zellkern nur im Stande ist, eine sehr kleine Quantität von Protoplasma um sich zu sammeln und sie zu beherrschen. Jedenfalls bekommt auf diese Art unsere Hauptfrage einen bestimmteren Sinn, wenn es darauf ankommt, eine causale Erklärung zu geben. Die Kleinheit der innerhalb einer Energide auf einander mechanisch und kinetisch einwirkenden Energidentheile weist darauf hin, dass es sich vor Allem dabei um sog. Flächenkräfte handelt, die nur auf sehr geringe Entfernungen hin wirken, deren Ausgiebigkeit aber durch die Vergrösserung der Fläche bei gegebener Masse wächst. — Auf eine derartige Erklärung weist auch die Entstehung zahlreicher Energiden in geräumigen Embryosäcken hin (z. B. bei Ricinus), ebenso das Auftreten mehrerer Kerne im Protoplasma sehr langer Gewebezellen, z. B. bei Bastzellen der Angiospermen. In solchen Fällen tritt deutlich hervor, dass, ohne Rücksicht auf etwaige Adaptationen, Verhältnisse vorhanden sind, durch welche der Herrschaft eines einzelnen Zellkerns eine sehr geringe Raumgrösse angewiesen wird, dass seine Wirkungssphäre einen sehr kleinen Radius haben muss. — Unter den hier allerdings nur sehr zurückhaltend geäusserten Gesichtspunkten dürfte es vielleicht später einmal gelingen, die in den Zellen thätigen Kräfte kinetisch zu begreifen. Als einen interessanten Anfang in dieser Richtung betrachte ich die geistvollen Auseinandersetzungen Boveri's über die Karyokinese in den Eizellen des Spulwurms; sehr anregend wirken dabei seine Figuren und Schemata 64a und 64b in seinen „Zellenstudien" Heft II (Jena, bei Fischer, 1888).

Schon in meiner Notiz VI suchte ich den Gedanken geltend zu machen, dass selbst innerhalb der Grössenordnung, zu welcher die Zellenmaasse überhaupt gehören, noch eine Steigerung der Gestaltungsenergie durch Verkleinerung der Energiden angestrebt wird, was ja mit dem eben Gesagten übereinstimmt. — Ich sagte am angegebenen Ort:

„Wenn thierische Eier oder solche der Fucoideen und die grossen Sporen von Algen, Pilzen, die Makro- und Mikrosporen der Selaginellen, Isoëten und Marsiliaceen u. a. sich zur neuen Entwickelung vorbereiten und ihren Inhalt in zahlreiche, kleine Energiden theilen, so ist es

dieselbe Quantität von Stoff, die vorher als eine Masse erscheint, später aber in Form von vielen kleinen. — So lange die grosse einheitliche Masse nur ein Ganzes [1]) darstellt, ruht sie, sie ist physiologisch unthätig, abgesehen von langsam fortschreitenden chemischen Veränderungen. Die Gestaltungsprocesse beginnen mit der Furchung, überhaupt mit der Zerlegung in zahlreiche Energiden, und sie werden um so energischer und vielseitiger, je weiter die Theilungen fortschreiten."

„Diese Erscheinung macht den Eindruck, als ob dieselbe Stoffmasse an Energie, an Arbeitskraft gewänne, wenn sie in zahlreiche Portionen oder Energiden zerfällt."

„So hingestellt wäre die Thatsache kaum zu begreifen; wie sollte durch blosse Theilung eine Vermehrung der Energie möglich sein. Eine solche ist unter den gegebenen Umständen nur durch Vermehrung der lebensthätigen Substanz [2]) selbst denkbar. Und thatsächlich findet eine solche offenbar statt; denn das, was sich activ (unmittelbar) an den Theilungsvorgängen bethätigt, ist das Nucleïn und das lebende Protoplasma (sammt den Centrosomen) allein. Neben diesen beiden aber befindet sich in den Eiern, Sporen u. s. w. auch noch nahrhafte Substanz, Reservestoff, der an sich zwar keine physiologische Energie besitzt, aber als Nahrungs- und Wachsthumsstoff des Nucleïns und Protoplasmas verwendet wird und so zur Steigerung der Energie beiträgt." — „Bei den mit abgegrenzten Dotter versehenen Eiern der Thiere [3]) und bei den Makrosporen der Marsiliaceen und Selaginellen, wo neben dem gestaltungsfähigen Keimstoff grosse Massen von Stärke, Fett und Eiweissstoffen abgelagert sind und wo diese Vorräthe während der Keimung aufgebraucht werden, leuchtet ohne Weiteres ein, woher die Vermehrung der Energie, der physiologischen Kräfte, kommt; die an sich trägen, nicht energischen Reservestoffe dienen zur Ernährung, Vermehrung des mit Energie begabten Nucleïns und Protoplasmas, und indem diese Ernährung fortschreitet, theilen sich die Energiden

---

1) Im cit. Text stand „Energide", wofür ich hier besser: ein „Ganzes" sage; ich hatte damals noch nicht den Gegensatz von Energide und Zelle und den von Energide und passiven Zellprodukten scharf genug betont, wie es in dem hier vorliegenden Aufsatz geschehen ist.

2) Ich hätte dort hinzusetzen sollen: auf Kosten und durch Verbrauch der passiven Reservestoffe, wie weiter oben bei Gelegenheit der Ernährung der Energidentheile dargelegt wurde.

3) Auf den in Notiz VI vorausgehenden Seiten habe ich die auffallende Aehnlichkeit der thierischen Eier und der Makrosporen ausführlicher dargestellt, soweit es die hier behandelte Frage betrifft.

und es ist nun leicht zu begreifen, dass die zahlreichen kleinen Energiden mehr physiologische Arbeitskraft besitzen als die ursprüngliche, grosse: das Ei, resp. die Spore."

„Bei den gewöhnlichen ungeschlechtlichen Sporen der Algen, Pilze, Moose, Farne, Equiseten und in den Pollenkörnern sind die Reservestoffe zwar nicht so räumlich abgesondert wie in den Makrosporen der Marsiliaceen und den meroblastischen Eiern der Thiere, aber doch meist in Form von Stärke, Fettkörnern u. s. w. deutlich im Innern der Zelle zerstreut zu sehen; und wo dies etwa nicht der Fall sein sollte, wie bei den kleinen holoblastischen Eiern, bei den Mikrosporen der Kryptogamen, da ist kein Zweifel, dass Reservestoffe in den Maschen des echten Protoplasmas vertheilt sind und bei der Furchung und Keimung zur Vermehrung des (nach Bütschli) wabigen, schaumigen Protoplasmas dienen."

„Mit diesen naheliegenden Erwägungen ist aber die Frage noch nicht beantwortet, warum zu der nothwendigen Vermehrung der physiologischen Energie die unmittelbar gestaltungsfähige Masse des Protoplasmas und Nucleïns sich gerade in so kleine Portionen (Energiden) theilen muss. Es muss doch eine im Thier- wie Pflanzenreich geltende Ursache haben, dass lebensfähige, namentlich gestaltungsfähige Stoffmassen in so kleine Portionen (Energiden) zerfallen, deren jede aus einem centralen Kern und dem von ihm beherrschten Protoplasma besteht."

Diese am Schluss der damaligen Betrachtungen aufgestellte Frage dürfte durch die in der hier vorliegenden Notiz p. 425 ausgesprochenen Erwägungen einige Klärung gefunden haben, wenn auch immerhin eine prompte Beantwortung noch nicht möglich ist.

§ 9. Es war mein Wunsch, in dieser Abhandlung einige der allgemeinsten Eigenschaften der Energiden zur Sprache zu bringen, weil auf diese Weise eine festere Grundlage für das Verständniss aller Lebenserscheinungen, speciell auch der Gestaltungsvorgänge, gewonnen wird. Zu diesen allgemeinsten Eigenschaften gehört auch die, dass der Lebensprocess in jeder einzelnen Energide ohne directe und entsprechende äussere Anstösse, d. h. unter constanten Umständen, sich fortwährend und bei allen Pflanzenarten in sehr ähnlicher Weise so verändert, dass, von einem bestimmten Jugendzustand ausgehend, Gestaltungsreihen durchlaufen werden, die endlich nothwendig zu einem Ende, d. h. zum Tode, führen. — Diese Thatsache ist zwar ebenfalls jedem Biologen bekannt, aber bisher in ihrer fundamentalen Bedeutung noch nicht genügend gewürdigt worden.

Um nun zunächst die Thatsache selbst anschaulich zu machen, versuche ich, hier eine kurze, übersichtliche Darstellung der wichtigsten Momente im Entwickelungsgang einer höher differenzirten Pflanze zu geben.

Die Vegetationspunkte, aus denen sämmtliche Organe und Organcomplexe (Wurzeln, Blätter, Sexualorgane, Sporangien, Blüthen, Samenanlagen) hervorgehen, bestehen bekanntlich aus sehr kleinen Zellen, deren Energiden als solide Körper ohne Vacuolen oder Safträume die Zellkammern vollständig ausfüllen; dasselbe gilt von den jüngsten Organen selbst. Dieses embryonale Gewebe ist es, an welchem sich die phylogenetisch und ontogenetisch maassgebenden Gestaltungsvorgänge (Anlage, Stellung und Zahl der Organe) vollziehen, von denen ich, wie gesagt, annehme, dass sie wesentlich durch die Energie der Zellkerne, speciell des Chromatins, verursacht werden. Während dieser ersten Periode der Gestaltung wachsen die Zellen und in ihnen die Energiden sehr langsam und auf geringe Vergrösserung folgt regelmässig Zelltheilung; passive Produkte, d. h. Nahrungsstoffe für das Wachsthum der Energidentheile, werden von älteren Gewebemassen her zugeführt und verbraucht, was sich besonders leicht an der transitorischen Bildung sehr kleiner Stärkekörnchen beobachten lässt. Der die Energiden durchtränkende Saft scheint neutral oder vielleicht alkalisch zu sein.[1])

Mit zunehmendem Alter der Organe und basalwärts vom Vegetationspunkt auch in der Sprossaxe (resp. in einem Wurzelfaden) beginnt die Vergrösserung der Zellen etwas rascher zu werden, in den Energiden treten kleine Safträume (Vacuolen) auf, die Zufuhr von Reservestoffen für das Wachsthum der Zellwände und Energiden ist zunächst grösser als ihr Verbrauch, es tritt meist reichliche Zuckerbildung und transitorische Stärke (von Leucoplasten vermittelt) auf; die Differenzirung der Gewebeschichten wird deutlicher, Haare und Spaltöffnungen beginnen sich zu bilden. Auch jetzt folgt auf jede Vergrösserung der Zellen noch regelmässige Theilung; — am Anfang dieser Vorgänge sind die Organe selbst noch sehr klein, selbst mikroskopisch; aber mit continuirlicher Beschleunigung nehmen die genannten Veränderungen zu, das Wachsthum wird immer rascher, die Organe des Sprosses treten aus der Knospe hervor, die Nebenwurzeln durch-

1) Meine ausführlichen Studien über die hier kurz geschilderten Vorgänge habe ich vorwiegend an den Keimpflanzen in den Jahren 1857—1862 gemacht und in meinen „Gesammelten Abhandlungen“ (Leipzig 1892) Bd. I zusammengestellt. Bilder findet man ausserdem in meinem Buche: „Vorlesungen“ (1887).

brechen das Gewebe der Mutterwurzel oder des Sprosses; die Säfte des nunmehr schon hochdifferenzirten Gewebes nehmen verschiedene chemische Reaction an: das immer saftiger werdende Parenchym wird deutlich sauer, die Säfte im Leitgewebe der Gefässbündel alkalisch, letztere sind reich an nicht organisirtem Eiweiss, welches sie dem embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte und jüngsten Organe zur Ernährung der Energiden zuführen. — Farbstoffe entstehen, Excrete werden abgeschieden, die Chloroplasten ergrünen und beginnen ihre chemische Arbeit. — Während dieser Vorgänge steigert sich das Volumen der Zellen und ihrer Energiden auf das Vielhundertfache, aber nicht durch entsprechendes Wachsthum der organisirten Substanz, sondern durch Vergrösserung der Vacuolen, die endlich in einen grossen Saftraum zusammenfliessen, während das Protoplasma endlich zu einer äusserst dünnen Haut (den Primordialschlauch Mohl's) sich ausdehnt, die der Innenseite der Zellwand angeschmiegt ist; die Zellkerne liegen unthätig, zeigen wenigstens keine Lebensregung mehr, wenn nicht etwa besondere Reize, z. B. Verwundungen, neue Thätigkeit hervorrufen (Wundkorkbildung). Anfangs ist dieses Wachsthum noch immer langsam, es nimmt aber an Geschwindigkeit zu, bis ein Maximum erreicht ist, auf welches Abnahme und gänzliches Erlöschen der Grössenzunahme folgt. — In dieser Periode der Streckung, wo keine Neubildung von Organen mehr eintritt, aber das Hautgewebe noch thätig bleibt, Spaltöffnungen entstehen, die Stachelhaare sogar ihre Protoplasmamasse vergrössern und der Kern in ihnen dominirt, — beginnen auch, nach dem Austritt der Organe aus der Knospenlage, ihre specifischen Reizbarkeiten sich zu zeigen, die vorwiegend durch die kinetische Energie des Protoplasmas vermittelt werden: die wachsenden Organe sind jetzt heliotropisch, geotropisch, die Ranken werden für Berührung und Reibung höchst empfindlich, die Wurzelfäden für Druck und einseitige Feuchtigkeit, die Gelenke der Mimosenblätter und ähnliche für Erschütterung, es treten die periodischen Schlafbewegungen, durch Licht- und Wärmeänderungen hervorgerufen, auf u. s. w.

Diese Reizbarkeiten erhalten sich bis zum Ende der Streckungsperiode und weit über diese hinaus. Sie sind von grosser biologischer Bedeutung, ohne dass man nöthig hätte, sie für das Resultat einer Selektion oder Zuchtwahl zu halten; ihre Ursache liegt eben in dem Wesen der Energiden und gewissen Eigenschaften der Zellwände begründet. Derartige Eigenschaften können auch latent an solchen Organen vorhanden sein, wo niemals Gelegenheit zur Selection gegeben

war[1]); sie gehören den Energiden eben so ursprünglich als Lebensäusserungen in einem gewissen mittleren Lebensalter an, wie die Gestaltungsenergie dem embryonalen Gewebe, womit ja nicht ausgeschlossen ist, dass solche Eigenschaften sich im Laufe der Generationen, d. h. in der Wiederholung der Ontogenese, aus schwächeren Anfängen nach und nach gesteigert, vervollkommnet haben können, zumal wenn correlative Veränderungen mitwirken, wie bei den in der Anmerkung erwähnten Luftwurzeln der Epiphyten.[2])

Gegen Ende der Streckungsperiode und noch lange nachher äussert sich die Lebensenergie der Energiden vorwiegend in ihrer chemischen Arbeit, die grünen Organe erzeugen Stärke und Zucker, Fette (als Nebenprodukte erscheinen Krystalle von oxalsaurem Kalk), es wird nicht organisirtes Eiweiss, selbst in Krystallform, gebildet, die Excrete mehren sich u. s. w. Kurz, die chemische Arbeit der Energiden überwiegt mehr und mehr in den älter werdenden Organen. Die so erzeugten als Baustoffe verwendbaren Produkte sammeln sich in Reservestoffbehältern, die als Endosperm, als Knollen, Rhizome, Rindengewebe u. s. w. mit den Vegetationspunkten verbunden sind. Auf diese Art sorgen die alten Organe durch die Arbeit ihrer Energiden für die Zukunft, für die spätere Ernährung des embryonalen Gewebes, dessen Energie dadurch vermehrt wird. — Bei den einzelligen Protophyten sind all diese Vorgänge einfacher, aber im Princip dieselben.

Endlich nach beendigter Streckung folgt die innere Ausbildung der Organe; die Differenzirung der Gewebeformen, schon im embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte mehr oder weniger kenntlich und während der Streckung rasch fortgeschritten, wird jetzt vollendet, die vorher zarten Organe erlangen grössere Festigkeit, die zum Wachsthum derselben nöthige Dehnbarkeit hört auf, die Sculptur der Zellwände erreicht ihre Vollendung. — Die Organe oder Organtheile sind nun ausgewachsen, fertig; sie functioniren noch einige Zeit, aber eher oder später sterben ihre Energiden ab und wenn nicht etwa durch cambiales Gewebe eine grössere Dauer des Stammes und der Wurzeln gesichert ist, geht die ganze Pflanze, soweit sie aus somatischem Gewebe besteht, zu Grunde, fällt der Zersetzung durch Pilze und Bacterien anheim und nur die embryonalen Gewebe mit ihren

1) So zeigte ich in Notiz V (Flora 1893 p. 1), dass alle die Reizbarkeiten der Epiphytenwurzeln auch an den Wurzeln der Kartoffelpflanze latent vorhanden sind und an diesen experimentell demonstrirt werden können.

2) Ich hoffe, anderwärts mich ausführlicher hierüber äussern zu können.

Hüllen bleiben übrig, um später, unterstützt von den Reservestoffen, eine neue Ontogenese zu begründen.[1])

§ 10. In der VII. Notiz (Flora 1893 p. 227) habe ich versucht, den soeben beschriebenen Entwickelungsgang in folgender Art kurz zu charakterisiren, wobei die einzelnen Abschnitte, der Natur der Sache nach, nicht scharf abgegrenzt, sondern unmerklich in einander übergehend zu denken sind; nämlich:

I. Morphologische Periode:
   1. Entstehung der Organe nach Zahl und Stellung;
   2. embryonales Wachsthum der Organe; morphologische Ausgestaltung; Knospenzustand.

II. Physiologisch-biologische Periode:
   3. Streckung der Organe bis zur Erreichung ihrer definitiven Grösse (und Form);
   4. Innere Ausbildung der Gewebeformen, Fertigstellung oder Reifung der Organe.

Beifügen möchte ich hier als Nr. 5 das natürliche Absterben der Organe. Die morphologische Periode vollzieht sich im embryonalen Zustand des Gewebes und ebenso einzelner Zellen bei den Protophyten; die physiologische Periode vorwiegend im somatischen Zustand derselben, auf den endlich der natürliche Tod erfolgt.

In der allzu kurzen Schilderung konnte ich leider zu wenig Rücksicht auf die chemischen Veränderungen der passiven Zellprodukte im Innern des Gewebes nehmen, weil diese nur an zahlreichen Abbildungen klar gemacht werden können; ich verweise desshalb auf meine oben citirten alten Abhandlungen.

Abgesehen von dem Assimilationsprocess in den Chloroplasten der grünen Organe, durch welchen die gesammte Grundlage aller Lebensvorgänge in Form von potentieller Energie erzeugt wird, welch letztere in den Reservestoffen enthalten ist, deren fortwährender Stoffwechsel in den wachsenden Organen und Organcomplexen erkennen lässt, wie die Energiden nach und nach die aufgesammelte potentielle

1) Es zeigt sich bei dieser einfachen Uebersicht der Thatsachen, wie wenig entsprechend der von Nägeli begründete Sprachgebrauch ist, der das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte als Meristem (Theilungsgewebe), das Gewebe der fertigen Organe als „Dauergewebe“ bezeichnet. Denn gerade dieses Letztere ist es, das eher oder später der Zerstörung anheimfällt, während das sog. Meristem, für das ich den Namen „embryonales Gewebe“ eingeführt habe, das eigentlich Dauernde, von Generation zu Generation sich immer Erhaltende ist. Zweckmässig wäre es, das sog. Dauergewebe der Pflanzen mit dem von den Zoologen benutzten Worte: „Somatisches Gewebe“ zu bezeichnen.

Energie in kinetische Lebensenergie umwandeln — abgesehen also von dem durch das Licht angeregten Assimilationsprocess selbst, finden alle diese Entwickelungsvorgänge ohne besondere äussere Anstösse statt, wie ohne Weiteres an den im finsteren Raum keimenden, von Reservenahrung lebenden Pflanzen zu erkennen ist; noch klarer, womöglich, wenn man einzelne Sprossenden in eine finstere Kammer einführt, während die aussen am Licht assimilirenden Blätter gewissermaassen das Endosperm der keimenden Samenkörner vertreten und so dem im Finstern wachsenden Spross das Material zur Entwickelung seiner Organe liefern. Durch diese von mir zuerst angewendete Art zu experimentiren, wird die Thätigkeit des wachsenden Sprosses räumlich in zwei Theile zerlegt: in den am Licht befindlichen grünen Blättern nämlich erzeugen die Chloroplasten der Energiden potentielle Energie, die in den Energiden des im finsteren Raum fortwachsenden Sprosses in active, kinetische Energie verwandelt wird.

Diese letztere aber macht sich geltend in der Thätigkeit des embryonalen Gewebes der Vegetationspunkte, d. h. als Gestaltungsenergie, — in den Vorgängen der Streckung mit ihrer Wasseransammlung in den Vacuolen des Protoplasmas und gleichzeitig eintretenden specifischen Reizerscheinungen — ferner in der definitiven mechanischen Ausbildung der Zellwände durch die Thätigkeit der Energiden, die zum Theil (als Holz, Bast, Kork) schon im lebenden Organ selbst, jedenfalls aber sämmtlich zuletzt zu Grunde gehen.

So lange nur Wasser, Sauerstoff und hinreichend hohe Temperatur die Organe, d. h. ihre Energiden, durchdringt, vollziehen sich diese Veränderungen — Veränderungen bei constanten Umständen, also bei scheinbarem Gleichgewicht zwischen der Pflanze und ihrer Umgebung; denn weder die Wasserzufuhr, noch die des Sauerstoffes, noch die Temperatur (wenn überhaupt nur hinreichend hoch) braucht sich zu ändern. Man könnte einwenden, die specifischen Reizwirkungen, z. B. an Ranken, die heliotropischen und geotropischen Bewegungen, die Mimosenreize u. s. w., bedürften ja doch gewisser Veränderungen von Aussen als Reizursache; ganz recht! um einzelne solche Reizwirkungen hervorzurufen; aber die Reizbarkeiten selbst entstehen in den Energiden ohne äussere Anstösse; sie gehören zum Wesen derselben; diese Reizbarkeiten sind in der Molecularstructur der Energiden begründet und diese entsteht auch bei constanten Umständen.

Die Feststellung dieser Thatsache halte ich für sehr wichtig; sie ist fundamentaler Natur für das Verständniss des Lebens. Sie lehrt, dass die auf einander folgenden, sehr verschiedenen (hier mehrfach

erwähnten) Zustände, Formen, Reizbarkeiten und energetischen Leistungen der Energiden nothwendig aus einander hervorgehen, dass jeder vorausgehende Zustand der Energide die ausreichende Ursache für die Entstehung des folgenden Zustandes ist. Wäre ein solcher Vorgang continuirlich und periodisch, so müsste er zu einem perpetuum mobile führen; das geschieht aber nicht, denn erstens wird dabei fortwährend in Form von Sauerstoffathmung potentielle Energie der Reservestoffe verbraucht und Wärme erzeugt und verloren, und der Entwickelungsprocess der Energiden ist nicht periodisch zurückkehrend, sondern er strebt einem Ende, dem Tode, zu, womit er erlischt. Das äusserst kleine Quantum von embryonaler Substanz, welches übrig bleibt, entsteht nicht aus dem dem Tode entgegen eilenden somatischen Gewebe, sondern es ist ein Rest des früher schon vorhandenen, dessen Arbeit mit dem Beginn der neuen Ontogenese von Neuem anfängt. Daraus aber folgt mit Nothwendigkeit die Continuität des embryonalen Gewebes oder bei den Protophyten entsprechender generativer Zellen.

Die hier geschilderten Vorgänge sind im ganzen Pflanzenreich verbreitet, wenn auch tausendfältig kleinere oder grössere Abweichungen vorkommen, die jedoch nur Nebensachen betreffen, während das Schema dasselbe bleibt, wie schon die ausserordentliche Monotonie der histologischen Ontogenese der Pflanzen deutlich erkennen lässt.

Dieser Thatbestand lässt aber keine andere Deutung zu als die, dass er im Wesen der Energiden selbst begründet ist und „nicht hervorgerufen durch Auswahl im Kampf um's Dasein", durch langsame Fortbildung und „Anpassung" an Lebensverhältnisse; solche finden sicherlich auch wirklich statt, sie betreffen aber nur gewisse, nebensächliche Vorgänge, nicht das Wesen der Energiden selbst, wie schon das Vorkommen latenter Reizbarkeiten beweist, wie ich sie an den Wurzeln der Kartoffelsprosse nachgewiesen habe.[1]) Das materielle Substrat des Lebens, die Energide, muss eben doch uranfänglich schon gewisse Eigenschaften besessen haben, so gut wie jeder Elementarstoff, so gut wie jedes Salz, jedes Mineral und jeder Himmelskörper. Erst auf Grund dieser Ureigenschaften, unter denen die Reizbarkeit der Energiden wohl die wichtigste Rolle spielt, ist das Auftreten von Varietäten, Mechanomorphosen, Photo-, Bary- und Hydromorphosen u. s. w., sowie die gesammte Phylogenese denkbar, ebenso wie erst auf Grund ihrer Ureigenschaften die chemischen

1) Flora 1893 p. 1.

Elemente im Stande sind, chemische Energie zu zeigen und Verbindungen mit neuen Eigenschaften zu bilden. Schält man begrifflich diese Ureigenschaften aus allen zufälligen Nebendingen heraus, so erscheint die Energide in ihrer Einfachheit und zugleich in ihrer Fähigkeit, verschiedene Gestalten anzunehmen, die nothwendig ohne Vermittelung äusserer Anstösse durchlaufen werden. Und vielleicht wäre es gut, diese Eigenschaft mit einem besonderen Namen zu belegen, wozu ich das Wort „Automorphose der Energiden“ vorschlage, im Gegensatz zu den Mechanomorphosen, die aus der Reizbarkeit der Energiden als secundäre Erscheinungen entspringen. Wir gelangen so zu dem Satz: jede organische Form (Species) verdankt ihre Entstehung dem Zusammenwirken von Automorphose und Mechanomorphose; die phylogenetische Continuität (Descendenz) entspringt aus dem Einlagerungswachsthum der Energidentheile und ihrer ausschliesslichen Entstehung durch Selbsttheilung oder Automerie (vgl. oben § 7); die Erblichkeit besteht in der ontogenetischen Wiederholung dieser Vorgänge; vererbt wird nicht der Stoff, sondern die den Energiden eigenthümliche Bewegungsform ihrer Moleküle. Dass auch die passiven Produkte, zumal Stärkekörner und Zellwände, erbliche Formen haben, folgt aus der erblich qualificirten Arbeit der Energiden.

Würzburg, im September 1895.

Wasserhaltige Kelche bei Parmentiera cereifera Seem.

Von

Gregor Kraus.

Im Heft I des 81. Bandes dieser Zeitschrift hat Raciborski eine interessante Abhandlung veröffentlicht, in welcher die „Schutzeinrichtungen der Blüthen“ untersucht werden; an mehreren Stellen (so S. 161 und 187) spricht der Verfasser die Vermuthung aus, dass die merkwürdige Erscheinung von mit Flüssigkeit gefüllten Kelchen, welche Treub an Spathodea campanulata gefunden hat (Annal. de Buit. VIII, 38—46 und Taf. XIII—XV) vielleicht auch bei anderen Gattungen der Bignoniaceen und bei Melastomaceen vorkommen möge; zumal bei Dolichonandre adenophylla DC. mit ihren ganz analogen Bauverhältnissen (seine Fig. 27).

Unter diesen Verhältnissen stehe ich nicht an, eine Beobachtung zu veröffentlichen, welche ich im Januar 1894 in Buitenzorg gemacht, und die ich zur Beachtung künftiger Besucher im Protokollbuch des dortigen Instituts kurz erwähnt hatte und ursprünglich nur dort niederlegen wollte.

Ich habe nämlich in der That eine zweite Bignoniacee gefunden, die ganz wie Spathodea wassergefüllte Kelche hat, es ist Parmentiera cereifera Seem.

Der fiederblättrige Strauch hat holzbürtige Blüthen, zu mehreren kurz gestielt zusammenstehend, und trug zur Zeit als er mir in die Hand fiel an etwa daumendicken aufrechten Aesten, fast im Laub versteckt, Blüthen in allen Stadien, wie auch schotenähnliche, lange Früchte bis zur Halbreife. Die blaugeaderten weisslichen Blüthen von Bignoniaceenform stecken in einem einseitig aufgeschlitzten Kelch, zwischen dem und der Krone zu geeigneter Zeit ein grosser heller Wassertropfen sitzt, der bald abtropft und verschwindet. Die Beobachtung der völlig geschlossenen Kelche zeigte sofort, dass sie prall mit Flüssigkeit gefüllt sind, schon in Knospen, die nicht viel mehr als einen Centimeter lang sind.

Die nähere Untersuchung ergab nun Folgendes:

Der Kelch, der im fertigen Zustand etwa 4 cm lang und 1,5 cm dick erscheint, ist von früh auf ein völlig geschlossener, eiförmiger, glatter Körper, fast symmetrisch, nicht unähnlich dem Eschscholtzia-Kelch, eine echte „Calyptra“, an der man nicht die geringste Andeutung

von Zusammensetzung aus Blättern wahrnimmt. Bei genauerer Betrachtung gibt sich eine gewisse Asymmetrie in dem kurzen, aufgesetzten Spitzchen kund, unter welchem auf der einen (Unter-) Seite eine mehrere Millimeter lange kleine Furche sichtbar ist, in deren Richtung später das Aufreissen stattfindet.

Wie bemerkt, ist der Kelch äusserlich glatt, weder behaart, noch gerippt, wie bei Spathodea; nur wenige Drüsen finden sich auf ihm. Innen dagegen ist derselbe in seiner ganzen Ausdehnung mit den Drüsen besetzt, die Treub bei Spathodea geschildert und abgebildet hat; kaum gestielte, runde und platt gedrückte Körper, von oben gesehen aus einer radialen Randschicht und einer grösseren oder geringeren Anzahl von polygonalen, dünnwandigen, plasmahaltigen Innenzellen bestehend. Diese Drüsen sind aber keineswegs dem Kelchinneren eigen, sie kommen, in ganz analoger Weise gebildet, aussen auf der Krone (auf dem oberen Theil derselben, nicht auf der Röhre) und auch auf den Laubblättern vor. Doch sind sie an den drei Orten der Zahl und der Grösse nach verschieden. Am kleinsten sind sie auf dem Laubblatt, am grössten auf der Krone. Sie dürften auf dem Kelch etwa $^1/_2$ Mal, auf der Blumenkrone doppelt so gross sein als auf dem Laubblatt — Verhältnisse, die wesentlich durch die Anzahl der centralen Zellen bedingt werden. Von der verschiedenen Zahl auf gleicher Fläche gewinnt man eine Vorstellung, wenn ich bemerke, dass auf dem gleichen Gesichtsfeld folgende Zahlen gefunden wurden:

Bei Laubblättern	Kelchinneres	Blumenkrone
30—40	50—60	6—10.

Dass die Drüsen des Kelchinnern, die an Zahl am meisten begünstigt sind, für die Secretion des Wassers in Anspruch genommen werden können, liegt auf der Hand, und in Ermangelung anderer Organe — Spaltöffnungen fehlen — scheint mir kaum etwas anderes denklicher. Spathodea gegenüber möchte ich jedoch betonen, dass die Blumenkrone bei der Entwickelung nicht so auffallend klein bleibt und mit ihren Drüsen für die Secretion recht wohl auch in Betracht kommen könnte.

Die abgesonderte Flüssigkeit ist völlig wasserhell und gleicht äusserlich ganz der von Spathodea. Den Inhalt derselben habe ich nicht näher untersucht; nur das habe ich constatirt, dass dieselbe niemals alkalisch reagirt. Drückt man aus dem angeschnittenen Schnabel des geschlossenen Spathodeakelches einen Tropfen auf rothes

Lakmuspapier, so färbt sich dasselbe sofort überaus stark blau. Das findet bei Parmentiera zu keiner Zeit statt; ein Tropfen aus dem sprungreifen Kelch zeigt vielmehr auf blauem Lakmus rasch einen Fleck, dessen Centrum deutlich roth ist. Der Saft ist also schwach sauer. Diese saure Reaction scheint erst allmählich einzutreten. In Knospen von 17 mm Länge fand ich keine Andeutung von Röthung; in solchen von 30 mm war sie schon deutlich, in solchen von 35 cm völlig ausgesprochen. — Reactionen mit Fehling, Eisenchlorid, Diphenylamin waren erfolglos.

Noch erübrigt, ein Wort über die Art des Kelchaufspringens beizubringen. Die Calyptra ist an der Spitze einfach geschlossen, Andeutungen von Kelchblattspitzen, die „languettes“ von Treub, fehlen vollständig, alles was als Andeutung eines zukünftigen Risses genommen werden kann, ist die bereits oben erwähnte kleine Furche unter dem Spitzchen. Bei Spathodea ist auf derselben (nach unten gekehrten, convexen) Seite eine fast der ganzen Länge nach verlaufende, vom Schnabel bis gegen die Basis, von zwei Kanten eingefasste sehr deutliche Furche vorhanden, in welcher das Aufreissen stattfindet. Eine andere Andeutung als diese äussere habe ich aber bei keiner der beiden Pflanzen gesehen, allerdings auch nur Kelchknospen von höchstens $^2/_3$ Reife, nicht solche unmittelbar vor der Ruptur untersucht. Immerhin ist eine scharf markirte anatomische Trennungsschicht nicht vorgebildet; weder eine solche, wie ich sie bei den Früchten nachgewiesen habe, noch viel weniger solche Verzahnungen, wie sie Raciborski als „Zell- und Cuticularnaht“ bezeichnet hat.

Bei dieser Gelegenheit mag schliesslich zur Steuer der Wahrheit bemerkt werden, dass die sog. „Zellnaht“ bei den Coniferenschuppen nicht erst durch Tubeuf entdeckt, sondern, wie ich letzterem vor einiger Zeit selbst schon gesagt habe, von mir bereits vor 30 Jahren in meiner Arbeit über die Anatomie der Früchte festgestellt worden ist. Ich habe dort (Pringsh. Jahrb. Bd. V. S. 96) einen besonderen Abschnitt „Anatomische Bemerkungen über die Trennungslinie bei der Dehiscenz“ und auf S. 98 Anm. 2 ausdrücklich angegeben, „dass die Zapfenschuppen der Coniferen nach der Blüthe sich schliessen und ihre Ränder durch dickwandige Papillen („Haltpapillen“) fest ineinander fügen“. Diese Angabe stützt sich auf zahlreiche Präparate verschiedenster Coniferen (z. B. auch Juniperus communis) aus dem Frühling 1865, die ich zum Theil noch heute bewahre.

Zum Diagramm der Zingiberaceenblüthe.

Von

Fritz Müller.

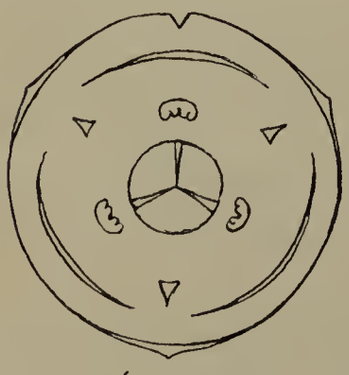
(Aus einem Briefe an den Herausgeber.)

Mit zwei Textfiguren.

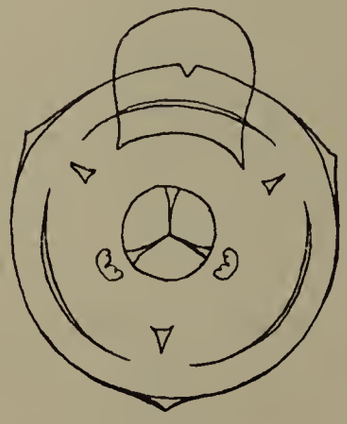
—Bei Streptochaeta erwähnen Sie einen Ausspruch Čelakovský's, dass das fehlende Blatt des äusseren Staubblattkreises bei den Zingiberaceen „auch noch niemals, wiederkehrend oder irgendwo erhalten, gesehen worden ist“. Sollten damit nur regelrecht ausgebildete Blumen gemeint sein, die übrigens wohl nur wenig oder gar nicht entwickelungsgeschichtlich untersucht sein mögen, so mag das wohl richtig sein.

Als Bildungsabweichung aber tritt dies fehlende Blatt sehr häufig auf bei einer Alpinia, mit deren regelwidrigen Blumen ich mich einige Jahre beschäftigt habe. — Ich lege Ihnen einige Grundrisse solcher, drei äussere Staubblätter zeigende Blumen bei.

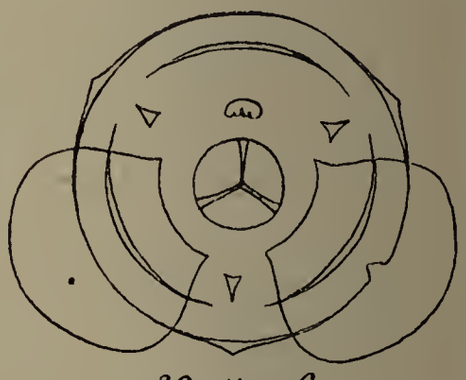
Alpinia sp.



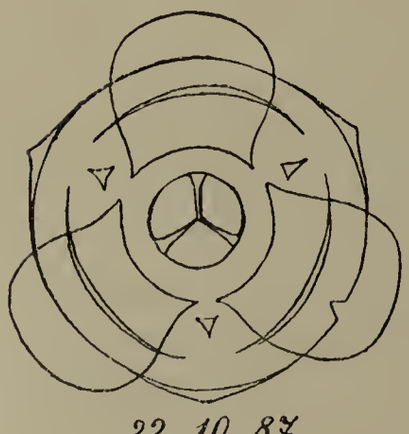
16. 11. 87.



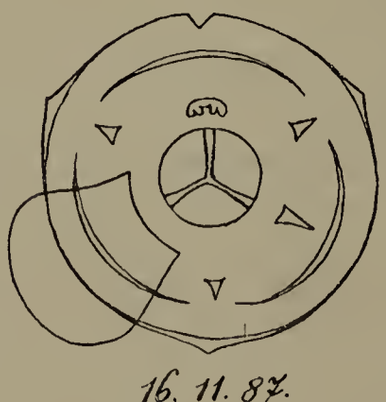
9. 11. 87.



30. 11. 86.



22. 10. 87.



16. 11. 87.

Einen dieser Fälle, von derselben Pflanze stammend, hat ja auch schon Eichler besprochen (Ber. d. d. botan. Gesellschaft 1884, S. 417) und ich habe nachzuweisen gesucht (ebenda 1888 S. 95), wesshalb sie an den zweiten Blumen der Wickel besonders häufig vorkommen; dieses häufige Vorkommen an den zweiten (und ebenso und aus gleichem Grunde auch an den vierten) Blumen der Wickel hat sich später durchaus bestätigt.

So fanden sich, um ein Beispiel zu geben, an acht vom 18. Januar bis 9. März 1888 blühenden Blüthenständen unter 705 Blumen 45 (= 6,4 %) zweimännige Blumen der gewöhnlichen Form (wie die zweimännige Blume der beiliegenden Grundrisse), und zwar unter 257 ersten Blumen nicht eine, unter 246 zweiten Blumen 20 (= 8,1 %), unter 171 dritten Blumen 2 (= 1,2 %) und unter 31 vierten Blumen 31 (= 74,2 %).

Die Mannigfaltigkeit der abweichend gebildeten Blumen ist geradezu unerschöpflich; die Zahl der fruchtbaren Staubblätter bietet nicht nur die ganzen Zahlen 0, 1, 2 und 3, sondern auch $^1/_2$ (wie bei Marantaceen), $1^1/_2$, $2^1/_2$, $3^1/_2$. Wie in dem letzten der beiliegenden Grundrisse eines der inneren Staubblätter zahnartig geworden ist, so kann umgekehrt (äusserst selten) auch eines der äusseren fruchtbar sich ausbilden. — Dann finden sich ziemlich häufig zweizählige Blumen und wunderliche Uebergänge zwischen zwei- und dreizähligen.

Litteratur.

Möller, A., Protobasidiomyceten. Untersuchungen aus Brasilien. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1895. Mit 6 Tafeln. (Botanische Mittheilungen aus den Tropen, herausgeg. von Schimper, 8. Heft) Preis: 10 Mark.

Die vorliegende Abhandlung, die vierte aus der Reihe der mykologischen Forschungen des Verfassers in dem brasilianischen Urwalde, liefert uns neben zahlreichen entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen der höchst merkwürdigen Pilzformen zugleich einen Ueberblick der ganzen Gruppe der Protobasidiomyceten, deren Kenntniss eben durch des Verfassers Untersuchungen in ungeahnter Weise erweitert wurde, so dass erst jetzt neben den Schwestergruppen der Asco- und Basidiomyceten auch die Protobasidiomyceten als eine sehr reich gegliederte Gruppe sich entpuppten. Ueber alle Einzelbeobachtungen hier zu berichten, ist dem Referenten unmöglich; hervorheben möchte ich bloss, dass der Verfasser die Protobasidieen in sechs Gruppen theilt, in die Auriculariaceen, Uredineen, Pilacraceen, Sirobasidiaceen, Tremellaceen und Hyaloriaceen. Als Hyaloria Pilacre wird ein Pilz beschrieben, der bei angiokarper Fruchtkörperbildung Tremellabasidien besitzt. Auch sind Fruchtkörperbildungen, welche die Polyporeen und Hydneen zwischen den Basidiomyceten charakterisieren, bei den Protobasidien vorhanden in den von dem Verfasser aufgestellten Familien Protopolyporiaceae und Protohydneae. Sirobasidiaceen bilden die Basidien in Ketten, in Jola und Saccoblastia lernen wir zwei neue Genera kennen, die nach des Verfassers Deutung den Uebergang zwischen den Uredineen und Auriculariaceen bilden.

Dagegen möchte ich einige theoretische Anschauungen des Verf. hier kurz besprechen und zwar von dem Standpunkte aus, der z. Z. als der Verf. diesbezügliche Untersuchungen machte, noch nicht vorhanden war. Nach den Untersuchungen

Rosen's, Wager's, Poirault's, den meinigen und insbesondere denen von Dangeard kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass wir in der Entwickelung der höheren und niederen Pilze immer zu einem Stadium gelangen, wo in einer Zelle zwei Zellkerne kopuliren. Diese Zelle, Oospore bei den Oomyceten, Zygospore bei Archimyceten und Zygomyceten, Dauerspore bei den Ustilagineen, Teleutospore bei den Uredineen genannt, nennen wir bei den Ascomyceten Ascus, bei den Proto- und Basidiomyceten Basidie. Diese Zelle, ein Homolog der primären Embryozelle der Archegoniaten und Embryonaten bezeichnet einen Wendepunkt in der Entwickelung, den Anfang einer neuen Generation. Sie wird entweder zu einer Dauerspore (Phycomyceten, Ustilagineen, Uredineen excl. Coleosporium und Chrysomyxa), oder theilt sich gleich weiter, freie Endosporen bei den Ascomyceten, Exosporen bei den Proto- und Basidiomyceten bildend. Erst auf Grund jetzt gewonnener Thatsachen ist die Differenz zwischen den Basidiosporen und Conidien, Asci und Sporangien, Teleutosporen und Chlamydosporen scharf und deutlich nachgewiesen und desswegen kann ich die vom Verf. beschriebenen Zwischenformen zwischen den Conidienträgern und Basidien bei Pilacrella, Matruchotia etc. nicht als Uebergangsformen bezeichnen.

Von diesem Standpunkte ausgehend, muss ich auch die systematische Stellung der Gattungen Jola und Saccoblastia etwas anders beurtheilen. Zunächst will ich bemerken, dass die Diagnose der Uredineen, welche der Verf. (nach Tavel's Morphologie) aufgestellt hat, nicht richtig ist, insoweit als sie die Gattung Coleosporium, welche die Basidien in Fruchtkörpern und in den Teleutosporen selbst bildet, nicht mehr umfasst. Sollte man auch desswegen Coleosporium von den Uredineen trennen und zu den Auriculariaceen setzen, so müsste man die Gattungen Jola und Saccoblastia, bei welchen die Basidien erst aus den Teleutosporen (die hier, wie bei Chrysomyxa keine Dauersporen sind) auskeimen, bei den Uredineen lassen, von welchen sie jedenfalls weniger als Colcosporium differiren. In den Sirobasidiaceen erkennen wir ein Analogon der Chrysomyxeen mit Basidien in den Teleutosporen.

Zuletzt möchte ich noch den Wunsch aussprechen, dass die schönen und werthvollen Untersuchungen des Verf. noch in der obenerwähnten Richtung eine Erweiterung finden möchten. Eine Untersuchung der Copulationsvorgänge der Kerne bei den Pilzen und speciell bei den Protobasidieen gehört zu den leichtesten Aufgaben, die die Zellenlehre bieten kann, und es lässt sich nicht zweifeln, dass unsere z. Z. noch so dürftigen Kenntnisse dieser Copulationsvorgänge durch eine Durchmusterung des brasilianischen Materials enorm bereichert würde.

M. Raciborski.

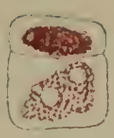
1.
1a.
2.
3.
3a.
4.
2a.
2b.
5.
6.
8a.
7.
9.
10.
11.
8b.
14.
13.
12.
12a.
15.
16.
17a.
17.
20.
22.
18.
19.
21.
23.

24.
25.
26.
27.
28a
28b
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39a
39b
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.

49.

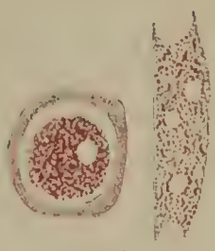
50.

51.

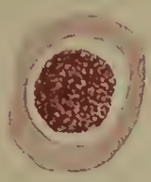


52.

53.

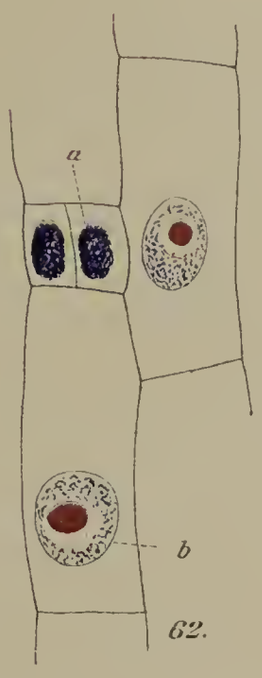


54.

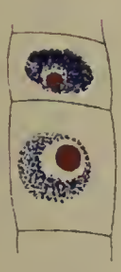


55.

56.



62.



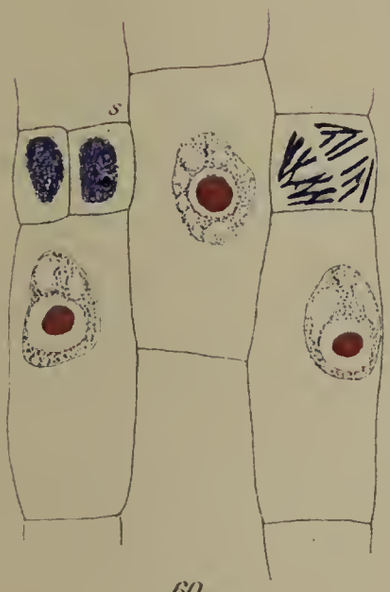
57.

58.

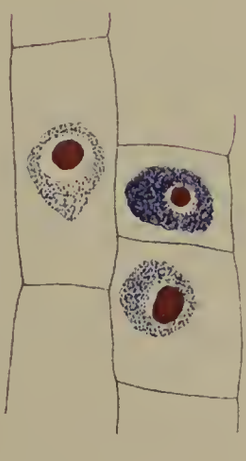
63.

62a'

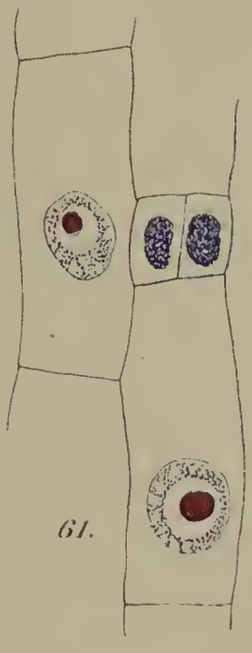
62b'



60



59.



61.

W. A. Meyn, Buch...

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F C001
FLORA$MARBURG
81 1896
3 0112 009384626